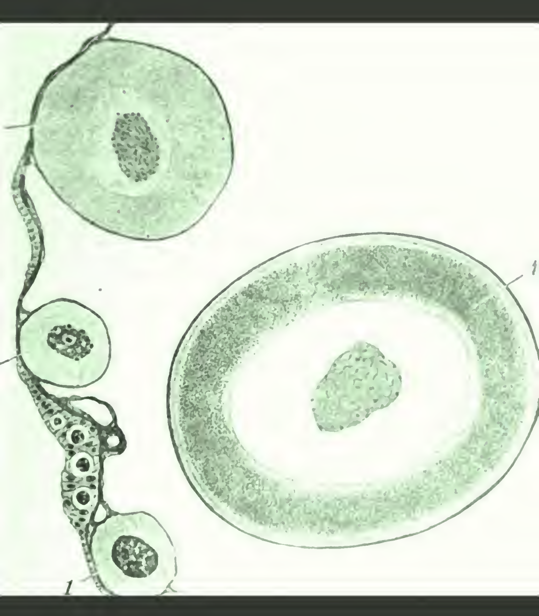


Atlas und Grundriss der Embryologie der Wirbeltiere und ...

Aleksandr Gavrilovich Gurvich

Lehmann's medizinische Handatlanten

nebst kurzgefassten Lehrbüchern.

Band

1. **Atlas und Grundriss der Lehre vom Geburtsakt und der operat. Geburtshilfe.** In 155 teils vielf. Abbild., v. Dr. O. Schäffer. 5. erw. Aufl. Geb. ℳ 8.—
2. **Anatomischer Atlas der geburtshilfl. Diagnostik und Therapie.** Mit 160 meist farbigen Abbildungen und 318 Seiten Text von Dr. O. Schäffer. 2. gänzlich umgearbeitete Auflage. Geb. ℳ 12.—
3. **Atlas und Grundriss der Gynäkologie,** mit 207 meist farb. Abbild. u. 262 S. Text von Dr. O. Schäffer. 2. Aufl. Geb. ℳ 14.—
4. **Atlas und Grundriss der Krankheiten der Mundhöhle, des Rachens und der Nase.** Mit 42 farb. Tafeln und 39 Textabbild. Von Dr. L. Grünwald. 2. vollst. umgearbeit. u. erweit. Aufl. Geb. ℳ 12.—
5. **Atlas u. Grundriss der Hautkrankheiten.** Mit 77 farb. Taf. u. 50 schwarzen

in Berlin. 40 farbige Tafeln. 141 Textabbild. Geb. ℳ 10.—

20/21. **Atlas und Grundriss der patholog. Histologie. Spezieller Teil.** 120 farb. Taf. Von Prof. Dr. H. Dürck. 2 Bände. Geb. je ℳ 11.—

22. — — **Allgemeiner Teil.** Mit 77 vielfarbigen lithographischen und 31 zum Teil zweifarbigen Buchdruck-Tafeln. Geb. ℳ 20.—

23. **Atlas und Grundriss der orthopädischen Chirurgie** v. Dr. A. Lüning u. Dr. W. Schulthess. Mit 16 farb. Taf. u. 366 Textabb. Geb. ℳ 16.—

24. **Atlas u. Grundriss d. Ohrenheilkunde.** Herausgegeben von Dr. G. Brühl, unt. Mitwirkung v. Prof. Dr. A. Politzer. 2. umgearb. u. verm. Aufl. Mit 265 farb. Abbild. auf 47 Taf. und 163 Textabbild. Geb. ℳ 12.—

25. **Atlas und Grundriss der Unterleibsbrüche.** Von Prof. Dr. G. Sultan in Berlin. Mit 36 farb. Tafeln und 83 Textabb. Geb. ℳ 10.—

26. **Atlas u. Grundriss d. Histologie u. mikrosk. Anatomie d. Menschen.** V. Prof. Dr. J. Sobotta in Würzburg. Mit 80 farb. Taf. u. 68 Textabb. Geb. ℳ 20.—

Psychiatrie. Von Prof. Dr. W. Weygandt in Würz-
f.. Taf., 276 Textabb. u. 1 Anstaltskarte. Geb. ℳ 16.—

28. **Atlas u. Grundriss der gynäkologischen Operationslehre.** Von Privatdoz. Dr. O. Schäffer. 42 farb. Taf. u. 21 zum Teil farbige Textabb. Geb. ℳ 12.—
29. **Atlas u. Grundriss d. Diagnostik u. Therapie d. Nervenkrankheiten** von Prof. Dr. W. Seiffer in Berlin. Mit 26 farb. Taf. u. 264 Textabb. Geb. ℳ 12.—
30. **Lehrbuch u. Atlas d. Zahnheilkunde** mit Einschluss der Mundkrankheiten v. Dr. G. Preiswerk in Basel. Mit 44 farb. Taf. u. 152 Textabb. Geb. ℳ 14.—
31. **Atlas und Grundriss der Lehre von den Augenoperationen** von Prof. Dr. O. Haab in Zürich. 30 farb. Taf. u. zahlreiche Textabbild. Geb. ℳ 10.—
32. **Atlas u. Grundriss d. Kinderheilkunde** von Privatdoz. Dr. R. Hecker und Privatdoz. Dr. J. Trumpp. Mit 48 farb. Taf. u. 144 Abbild. Geb. ℳ 16.—
33. **Lehrbuch und Atlas der zahnärztlichen Technik** v. Dr. G. Preiswerk in Basel. Mit 21 vielfarb. Tafeln u. 362 schwarzen u. farb. Abbild. Geb. ℳ 14.—
34. **Atlas und Grundriss der allgemeinen Chirurgie** v. Prof. Dr. Gg. Marwedel. Mit 28 farb. Taf. u. 171 Textabbild. Geb. ℳ 12.—
35. **Atlas u. Grundriss der Embryologie der Wirbeltiere und des Menschen** von Dr. A. Gurwitsch in St. Petersburg. Mit 143 vielfarb. Abbild. auf 59 Taf. und 186 schwarz. Textabb. Geb. ℳ 12.—

36/37. Sultan, **Spezielle Chirurgie.** In Vorbereitung.

Lehmann's medizinische Atlanten in 4°.

Bd.

1. **Atlas und Grundriss der topographischen und angewandten Anatomie** v. Prof. Dr. O. Schultze in Würzburg. Mit 70 farb. Tafeln, sowie 23 Textabbild. n. Originalen v. Maler A. Schmitson u. Maler K. Hajek. Geb. ℳ 16.—

2—4. **Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen** von Professor Dr. J. Sobotta, Prosektor der Anatomie zu Würzburg:

1. Bd. (Lehmann's medizinische Atlanten in 4° Bd. II): Knochen, Bänder, Gelenke und Muskeln des menschlichen Körpers. Mit 34 farb. Tafeln, sowie 257 zum Teil mehrfarbigen Abbild. nach Originalen von Maler K. Hajek und Maler A. Schmitson. Geb. ℳ 20.—

2. Bd. (Lehmann's medizinische Atlanten in 4° Bd. III): Die Eingeweide des Menschen einschliesslich des Herzens. Mit 19 farb. Tafeln, sowie 187 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen nach Originalen von Maler K. Hajek. Geb. ℳ 16.—

3. Bd. (Lehmann's medizinische Atlanten in 4°, Bd. IV.): Das Nerven- und Gefässsystem und die Sinnesorgane des Menschen nebst einem Anhang: Das Lymphgefässsystem des Menschen. Mit 294 meist vierfarbigen und zum Teil ganzseitigen Abbildungen nach Originalen von Maler Karl Hajek und 1 lithographischen Tafel. Geb. ℳ 22.—

Jeder Band enthält ausser den Abbildungen ausführliche Erklärungen ders. nebst Tabellen u. kurzem Text. Ein ausführlicher Textband ist jedem Bande des Atlas, also in drei Abteilungen, beigegeben. Diese Textbände stellen ein kurzes Lehrbuch der Anatomie dar.

Grundriss der deskriptiven Anatomie des Menschen (Textband für den Atlas der deskriptiven Anatomie von Sobotta, mit Verweisungen auf diesen). 1. Bd. gehft. ℳ 4.—, 2. Bd. gehft. ℳ 3.—, 3. Bd. gehft. ℳ 6.—, alle 3 Bände zusammen in eine Decke gebunden ℳ 15.—

5. **Atlas typischer Röntgenbilder vom normalen Menschen,** ausgewählt und erklärt nach chirurgisch-praktischen Gesichtspunkten, mit Berücksichtigung der Varietäten und Fehlerquellen, sowie der Aufnahmetechnik. Von Dr. med. Rud. Grashey, Assistenzarzt am chirurgischen Spital l. d. I. in München. Mit 97 Tafelbildern (Autotypien) in Originalgrösse und 42 Konturzeichnungen (davon 11 als Ueberdruck), ferner 14 schematischen Figuren im Einleitungstext Geb. ℳ 16.—
6. **Atlas pathologischer Röntgenbilder vom Menschen.** Von Dr. med Rud. Grashey. In Vorbereitung.

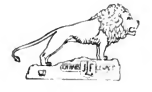
LEHMANN'S MEDIZIN.
HANDATLANTEN.
BAND XXXV.

Atlas und Grundriss der EMBRYOLOGIE der Wirbeltiere und des Menschen.

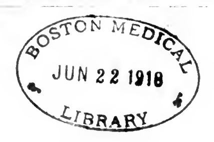
Von

Dr. Alexander Gurwitsch
St. Petersburg.
früher Privatdozent in Bern.

Mit 143 vielfarbigen Abbildungen auf 59 Tafeln und 186 schwarzen Abbildungen im Text.



München 1907.
J. F. Lehmann's Verlag.



Lithographie von F. Reichhold.
Satz und Druck des Textes von der Kgl. Hofbuchdruckerei Kastner & Callwey.
Papier von Otto Heck und Ficker,
Einbände von L. Beer,
sämtliche in München.

Seinem hochverehrten und lieben Lehrer und Freund

Prosektor Dr. A. A. Boehm

in München.

Der Verfasser.

Vorwort.

Bei der Abfassung des vorliegenden „Atlasses und Grundrisses der Embryologie“ war für mich der Umstand massgebend, dass das Werk als ein Glied in einer Reihe medizinischer Lehrbücher erscheint und folglich sowohl dem Umfang als auch dem Inhalte nach vorwiegend den Bedürfnissen und dem Interesse des Mediziners entsprechen muss. Es war daher von vorne herein auf alle unnötigen Details und auf viele Streitfragen zu verzichten; der Verfasser hätte es dagegen für gänzlich verfehlt gehalten, mit Rücksicht auf den sich mehr für das Praktische interessierenden Leserkreis, für den das Werk bestimmt ist, die Darstellung auch ihrer breiteren *vergleichenden* Grundlage zu berauben und den verfügbaren Raum für eine zwar ausführlichere, aber einseitige Entwicklungsgeschichte der Säuger oder gar nur des Menschen zu verwerten. Die Embryologie ist und muss eine vergleichende, theoretische Wissenschaft bleiben, welche ihren Stoff als Selbstzweck betrachtet.

Es ist für jeden Fachmann ersichtlich, dass es direkt unmöglich und auch kaum von Nutzen wäre, sämtliche angeführte Tatsachen durch Originalpräparate resp. Originalzeichnungen zu belegen, wie es z. B.

in der menschlichen Histologie verwirklicht werden kann. Ich habe daher auch neben möglichst zahlreichen Originalpräparaten (sämtliche Tafeln und ein Teil der Textfiguren) auch Abbildungen aus anderen Lehrbüchern und Abhandlungen benützt. Von besonderem Nutzen ist mir das grosse Hertwigsche Handbuch gewesen; ich habe es bei der Herstellung einer grösseren Anzahl Textabbildungen mit benützt.

In der Darlegung der strittigen Fragen habe ich mich stets der grössten Objektivität befleissigt, wenn auch in manchen Fällen, in denen mir eigene Untersuchungen vorliegen, der persönliche Standpunkt natürlich nicht verleugnet werden durfte. Ich habe im allgemeinen darauf verzichtet, bibliographische Angaben zu machen oder auch (abgesehen von einigen Ausnahmen) Autorennamen anzuführen. Dies gehört nicht in den Rahmen eines Grundrisses.

Der bescheidene Umfang des Grundrisses, zum Teil auch die Bedürfnisse des Leserkreises, veranlassten mich, rein theoretische Fragen nur kurz zu streifen: eine Tatsache lässt sich stets in einigen Sätzen klar und präzis fassen und ev. durch Abbildungen stützen. Eine Theorie, namentlich wenn sie zum Teil mehr phylogenetischen als ontogenetischen Charakters ist, verlangt eine detailliert begründete und kritisch durchleuchtete Darstellung, damit sie vom Leser, der ja wohl meistens Anfänger in der embryologischen Wissenschaft sein dürfte, richtig als Theorie gewürdigt und nicht gar mit Tatsachen zusammengeworfen würde. Ich bitte daher diese beabsichtigte Unterlassung nicht als Zeichen einer Missachtung gegen theoretische Auffassung der embryologischen Fragen, sondern eher

umgekehrt, als Zeichen von Hochachtung vor der theoretischen Embryologie anzusehen, welche auch in möglichst elementarer Darstellung ein Gebiet für sich sein will.

Für die farbigen Tafeln habe ich meistens Objekte gewählt, welche in einem embryologischen Kursus den Praktikanten vorgelegt werden können und wie sie von mir in meinem embryologischen Praktikum an der Universität Bern auch meistens verteilt wurden. Die detaillierte Figurenerklärung soll den Lehrer möglichst vollständig ersetzen und das Selbststudium erleichtern.

Ich hoffe, dass in dieser Gestalt der Atlas und Grundriss als Lehrbuch für den Mediziner, wie auch als Einleitung für den weiterstrebenden Naturwissenschaftler von Nutzen sein werden. Meinem Verleger, Herrn J. F. Lehmann schulde ich für sein Entgegenkommen meinen Wünschen gegenüber, verbindlichsten Dank.

St. Petersburg,
Hochschule für Frauen.
Januar 1907.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeiner Teil.

Spezieller Teil.

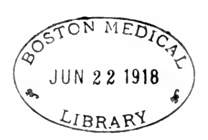
Verzeichnis der farbigen Tafeln.

Verzeichnis der Textabbildungen.



Druckfehler.

Auf Seite 167, bei der Erklärung zu Abb. 111, muss es heissen: (Erklärung s. <u>Abb</u> 113), anstatt <u>S.</u> 113.



Kapitel I.

Geschlechtsprodukte und Befruchtung.

Geschlechtsprodukte.

In der Fortpflanzungsweise der Organismen stehen sich zwei Wege ziemlich schroff gegenüber: der ungeschlechtliche und der geschlechtliche; indem letzterer im allgemeinen den höheren pflanzlichen und tierischen Organismen vorbehalten bleibt, finden wir in einer ausserordentlich weiten Verbreitung eine Fortpflanzung und Vermehrung der Individuen durch einfache Halbierung des Muttertieres oder durch Abknospung eines jungen Individuums von einem grösseren, als ursprünglichen Stock erkennbaren Organismus, bei niederen Repräsentanten der Pflanzen- und der Tierwelt vor. In den denkbar einfachsten, in Wirklichkeit relativ seltenen Fällen, setzt die Vermehrung durch Halbierung des Mutterindividuums keinen eigenen Weiterentwickelungsgang des neuentstandenen Tochterindividuums voraus, da letzterer aus dem Teilungsvorgange in seiner definitiven Gestalt und Ausbildung, zuweilen auch Grösse, hervorgeht. In zahlreichen anderen Fällen muss jedoch das neuentstandene Tochterindividuum noch manche Ergänzung und Umgestaltung durchmachen, ehe es zu seiner vollen Ausbildung gelangt; letzteres trifft zu nicht nur für vielzellige Organismen, sondern auch für höhere Protisten, indem z. B. die Teilungsvorgänge der Infusorien mit zahlreichen Neubildungs-

vorgängen verschiedener Organellen neuentstehender Individuen einhergehen.

Ein vollständiger, vom einfachsten bis zum komplizierten fortschreitender Entwickelungsgang ist dagegen Voraussetzung der Vermehrung durch Knospung; indem die Ausgangspunkte der Knospung (die Vegetationspunkte der pflanzlichen Organismen) in ihrem histologischen Aufbau einen völlig embryonalen Charakter bewahren, liefern sie für den neuentstehenden Organismus ein Keimmaterial, welches in mancher Beziehung dem indifferenten Furchungsmaterial einer Eizelle analog ist und eine allmählich fortschreitende Organausbildung auf dem Wege der Differenzierung zur Voraussetzung hat.

Die geschlechtliche Fortpflanzungsweise, welche allem Anscheine nach die höhere Entwicklungsform vorstellt, tritt in ihren ersten Andeutungen schon bei den Protisten auf, allerdings in einer Form, welche den Vergleich mit geschlechtlichen Prozessen der höheren Organismen über den Grad einer allgemeinen Analogie nicht hinausgehen lässt.

Es ist durch zahlreiche Untersuchungen an verschiedensten Protistenformen dargetan worden, dass der regelmässige Vermehrungsgang durch Teilung des Mutterorganismus, in bestimmten Zeitabständen, früher oder später, in hoher Abhängigkeit von den Lebensbedingungen der Organismen, durch einen eigentümlichen Vorgang unterbrochen wird, welcher als ein geschlechtlicher aufgefasst werden muss, wenn man als hauptsächliches Charakteristikum des letzteren eine Vereinigung oder Verschmelzung der Kerne oder Plasmabestandteile zweier getrennter Individuen ansieht. Am längsten bekannt sind die sogenannten Conjugationsvorgänge der Infusorien, welche in einem Austausch einzelner Kernbestandteile der kopulierten Individuen gipfeln: wenn auch im letzteren Fall die Vereinigung zweier Individuen eine nur vorübergehende ist und keinerlei geschlecht-

licher Gegensatz zwischen den beiden besteht, ist bereits innerhalb der Protistenwelt der geschlechtliche Akt zu einer Höhe gediehen, welche in demselben alle wesentlichen Merkmale der Befruchtung der Metazoen und Metaphyten erkennen lässt; so werden in bestimmten Lebensabschnitten der betreffenden Organismen durch spezielle Teilungs- und Wachstumsvorgänge zwei Arten von Individuen ausgebildet, von denen die einen, durch ihre relative Grösse, Unbeweglichkeit und andere Charaktere als weibliche Individuen (Makrogameten) gekennzeichnet werden können, andere dagegen, bei sehr geringer Körpergrösse, lebhafter Lokomotion vermittels spezieller Organellen, als „Mikrogameten" die Funktionen der Spermien der höheren Organismen übernehmen und auch dementsprechend, den Makrogameten umschwärmend, in denselben eindringen und mit ihm verschmelzen, worauf eine lebhafte, ungeschlechtliche Weiterentwickelung der befruchteten Gameten einsetzt.

Die geschlechtliche Fortpflanzungsart, welche in den erwähnten Fällen nur als Schaltglied einer langen, ungeschlechtlichen Entwicklungsreihe auftritt, wird nun zur ständigen, unentbehrlichen Einrichtung für die Mehrzahl höherer Organismen; es wird aber dadurch auch zur Notwendigkeit, dass die speziellen dem geschlechtlichen Akte gewidmeten Propagations- oder Keimzellen sich in einen bestimmten Gegensatz zu den, den Körper als Ganzes aufbauenden somatischen Zellen, oder zum ganzen Soma stellen.

Die Bedeutung dieser Forderung wird ersichtlich, wenn man dem Gedankengange von Nussbaum und namentlich von Weissmann folgend, sich überlegt, dass streng genommen erst durch das Hinzukommen des Soma im Gegensatz zu den Keimzellen, der Tod als physiologisch eintretender, den Entwickelungszyklus eines Individuums abschliessender Vorgang auftritt, dass dagegen die Keimzellen,

oder richtiger das denselben innewohnende Keimplasma (Weissmann) von einer Generation zur nächsten übergehend, an sich unsterblich ist. Es drängt sich ja in der Tat bei objektiver Betrachtung die Tatsache von selbst auf, dass die Keimzellen sich in ihren Eigenschaften in einen gewissen Gegensatz zu den somatischen Zellen stellen, indem sie in einer uns unbekannten Weise die Vererbungspotenzen und Anlagen für die nächste Generation in sich bergend, während ihres Aufenthaltes im Soma der gegebenen Generation in einem indifferenten Stadium verweilen und erst nach Lösung des Zusammenhanges mit dem mütterlichen Organismus zur Entfaltung der in ihnen schlummernden, von den Eltern vererbten Anlagen gelangen.

Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzungsweise besteht somit darin, dass das materielle Substrat für das später werdende Individuum innerhalb des Mutterindividuums in einem völlig indifferenten, gewissermassen schlummernden Zustande verharrt, jedoch von demselben eine Anzahl erblicher Eigenschaften in der Anlage mitbekommt. Der Beginn der Entwickelung des werdenden Organismus setzt daher seine Loslösung vom mütterlichen Organismus voraus. Da diese Loslösung vor beginnender Entwicklung stattfindet, ist der losgelösten Anlage die Möglichkeit zur Verschmelzung mit einer analogen Anlage derselben Species gegeben — es kann ein geschlechtlicher Akt — die sogenannte Befruchtung eintreten, welche als sogenannte zweigeschlechtliche Fortpflanzungsweise eine weitere Vervollkommnung des geschlechtlichen Prinzips im weiteren Sinne darstellt. Durch Verschmelzung zweier von verschiedenen Individuen derselben Species stammender Anlagezellen, wobei die eine eine Eizelle, die andere eine Samenzelle sein muss, ist ja in der Tat ein Zusammentreten und demnach auch ein Zusammenwirken der individuellen Eigenschaf-

ten beider in Betracht kommender elterlicher Organismen innerhalb des neuentstandenen einheitlichen Keimes gegeben, was in verschiedenster Hinsicht von Vorteil für das aus diesem Keime sich ausbildende Individuum werden kann.

Die zweigeschlechtliche Fortpflanzung stellt somit nur einen höheren Ausbildungstypus einer Fortpflanzungsweise dar, welche unter Umständen auch eingeschlechtlich bleiben kann und dann den Namen Parthenogenese trägt.

Die Geschlechtszellen sind innerhalb des Soma in speziellen Organen, sogenannten Keimdrüsen, lokalisiert. Indem der Bau der letzteren aus den Lehrbüchern der Histologie als bekannt vorausgesetzt und bezüglich der Entwickelung der Organe selbst auf die betreffenden Abschnitte des speziellen Teiles verwiesen wird, sollen hier nur die Vorgänge an den Keimzellen selbst besprochen werden, welche in den sogenannten Reifungsprozessen, d. h. in der Schaffung reifer, kopulationsfähiger Ei- und Samenzellen, gipfeln. Es ist von hoher allgemeiner Bedeutung und Interesse für die Lehre über die Vererbung, dass der ganze, lange Entwickelungszyklus der Geschlechtszellen bis zu ihrer Reife, in seinen wesentlichen Grundzügen, namentlich in bezug auf die Vorgänge an den Zellkernen, in beiden Geschlechtern fast völlig identisch ist. Die immerhin bedeutenden Abweichungen, welche bei der Entwicklung der Ureier und Ursamenzellen auftreten, beziehen sich zum grössten Teile auf den Zellkörper selbst und sind als Ausfluss der speziellen Bedingungen des Geschlechtsaktes und der respektiven Bedeutung beider Geschlechtsprodukte bei demselben und bei der weiteren Entwickelung zu betrachten. Als solche sind in erster Linie die gewaltigen Grössenunterschiede beider Geschlechtsprodukte anzusehen. In-

Tab. 1.

Fig. 1, 2 u. 4. Ovarialeier von Salamandra maculosa. 1 u. 2 junge Ovocyten von einem Kranz von Follicularzellen umgeben. In 1 Kern im sogenannten „Synapsisstadium", einem eigentümlichen, gewissen Stadien der Ovocytenentwickelung eigenem Konzentrationszustande des Kernchromatins. In 2 dem Kern anliegend eine sichelförmige „vitellogene Schicht". F = Follikularzellen, V = vitellogene Schicht.

Fig. 4. Sektor aus einem viel älteren Ovocyten desselben Eierstockes. Von dem grossen Kern nur ein Abschnitt dargestellt. Im Kernsaft, unmittelbar der Kernmembran anliegend, eine Reihe Nucleolen. Das Kernchromatin besteht aus einem dichten Gewirr unregelmässiger, geschlängelter Chromatinfäden, welche mit den definitiven Chromosomen des zu Reifevorgängen sich später anschickenden Ovocyten nicht verwechselt werden dürfen. Den Kern umgebend eine durch ihr lockeres Gefüge vom übrigen Ooplasma abstechende „perinucleäre" Plasmaschicht. Das Eiplasma dicht und regelmässig gebaut, in den zentralen Partien dotterfrei, in der peripherstens Zone erstes Auftreten kleiner Dotterplättchen, vorwiegend in Beziehung zu grösseren und kleineren Vacuolen. Mit dem Follicularepithel ist das Eiplasma durch regelmässige, feinste Plasmabrücken verbunden. F = Follicularzellen, D = Dotterzone, K = Keimbläschen.

Fig. 3. Ovocyt eines Säugers (Meerschweinchen). Der junge Ovocyt ist von einschichtigem Follicularepithel umgeben. Im Protoplasma ein scharf abgesetztes, annähernd sphärisches, sogenanntes Idiozom mit zwei Centriolen sichtbar. Eine eigentliche vitellogene Schicht fehlt diesen Eiern. I = Idiozom, F = vgl. Fig. 1—2.

Fig. 5 u. 7. Zwei Spermatocyten des Spulwurmes (Ascaris megalocephala): Teilung der Vierergruppen; in Fig. 7 (jüngeres Stadium) 2 Vierergruppen, Gesamtzahl der Chromosomen 8 (das Doppelte der Normalzahl für alle Zellen der Ascaris — 4). Die Vierergruppen als Aequatorialplatte der Teilungsfigur angeordnet. Die Tochterplatten werden je 4 Chromosomen (2 halbe Vierergruppen) enthalten. Diese 4 Chromosomen ordnen sich beim nächsten Teilungsschritt wiederum in eine Aequatorialplatte. Die Tochterzellen dieser Teilung (Spermatiden, Fig. 5) besitzen nunmehr die reduzierte Zahl der Chromosomen (2 statt 4).

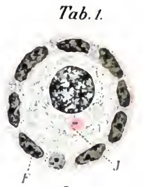
Fig. 6. Ovocyt eines Seeigels (Strongylocentrotus lividus). Das gesamte Chromatin des grossen Keimbläschens im grossen Nucleolus konzentriert. Typus eines dotterfreien oder wenigstens dotterarmen (alecithalen) Eies.



1.

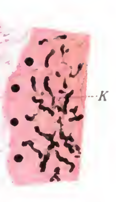


2.



3.

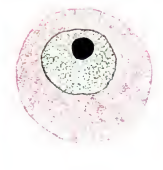




4.



5.



6.



7.

dem die Mehrzahl der Eizellen, namentlich der eierlegenden Tiere, einen grösseren Vorrat an Nährstoffen für die ersten Entwicklungsvorgänge des späteren Embryo mit sich führen müssen, erreichen die Eizellen bedeutende bis riesige Dimensionen. Da die Samenzellen zur Bildung beweglicher, möglichst kleiner, leicht eindringender Gebilde — zu Spermien — bestimmt sind, ist in dem Entwickelungszyklus derselben eine Grössenzunahme wenn überhaupt, so kaum zu verzeichnen. Auch in der Anzahl der fertigen Geschlechtsprodukte ist ein ganz gewaltiger Unterschied zu verzeichnen, indem für jede beim Geschlechtsakt in Betracht kommende Eizelle viele hunderttausende Spermien vergeudet werden müssen, obwohl nur ein einziges für die eigentliche Befruchtung in Betracht kommt.

All diese Erfordernisse bringen es mit sich, dass die ersten zwei Etappen der Entwickelung der Geschlechtszellen nicht unbedeutende Geschlechtsunterschiede aufzuweisen haben — es ist die sogenannte Vermehrungs- und die Wachstumsperiode —; namentlich in bezug auf letztere gehen die Entwickelungsvorgänge sehr weit auseinander.

A. Vermehrungsperiode.

Die ursprüngliche Anzahl der Urkeimzellen ist in beiden Geschlechtern sehr gering — es muss demnach eine sehr rege Teilung und Vermehrung nicht nur im männlichen, sondern auch im weiblichen Geschlecht als erste Etappe der Entwicklung der Geschlechtsprodukte einhergehen. In bezug auf die Vermehrungsperiode beim weiblichen Geschlecht verhalten sich die verschiedenen Tiere sehr verschieden, indem z. B. bei den Wirbeltieren die betreffenden Vorgänge ausschliesslich im Eierstock der noch wachsenden, nicht geschlechtsreifen Individuen ablaufen, bei den meisten Wirbel-

losen dagegen bestimmte Abschnitte des Eierstockes zeitlebens als Proliferationsstätten für neue Ureizellen, Oogonien, funktionieren. In besonders klarer Weise wurden die diesbezüglichen Verhältnisse zuerst an den Eierstöcken des Spulwurmes (Ascaris megalocephala) studiert (v. Beneden, O. Hertwig). Die Eierstöcke der Spulwürmer bestehen aus langen, dünnen, vielfach geschlängelten Röhren, von deren freiem bis zum uterinen Ende alle Etappen der Vermehrungs- resp. Wachstumsperiode räumlich voneinander geschieden sind. Einen Einblick in die Vorgänge der ersteren gewährt uns Taf. 3, Fig. 1 (Querschnitt durch das Ovarium).

Die auffallend grosse Anzahl der Zellteilungsfiguren gibt uns eine Vorstellung über die Lebhaftigkeit der Vermehrung der Eimutterzellen. Die Anzahl der Kernschleifen — 4 — ist die für die sonstigen somatischen Zellen der Ascaris megalocephala bivalens geltende.[1]) Verfolgt man die uterinwärts gelegenen Abschnitte der Eierstocksröhre, so wird das Bild ein wesentlich anderes, indem die Teilungen vollständig aufhören und die Ovogonien in ihren zweiten Entwickelungsabschnitt eintreten (speziell bei unserem Objekte wie Sectoren einer zierlichen Rosette um einen Plasmastrang angeordnet). Wie ein Vergleich der noch tieferen Abschnitte der Ovarialröhre, resp. der Uteruseier lehrt, beginnt

[1]) Es müssen hier einige Angaben über die karyokinetische Zellteilung gemacht werden; a) die bei einer beliebigen Teilung einer beliebigen Körperzelle auftretende Zahl von Chromosomen ist für jede Spezies eine constante und soweit bekannt, stets eine gerade — am häufigsten kommen die Zahlen 12, 16, 24 usw. vor. Die kleinsten bis jetzt bekannten Zahlen weisen die beiden Varietäten der Ascaris meg. univalens (2 Chromosomen) und bivalens (4 Chromosomen) auf. b) Die typische Chromosomenzahl wird durch Längsspaltung jedes Chromosomas während des Vorganges der Zellteilung gewahrt, was sowohl während der sog. Aequatorialplatte, als sehr viel früher, im Stadium des Spirems oder noch früher geschehen kann.

nun, bei völliger Kernruhe, eine Volumzunahme der Ovogonien, welche bei den relativ kleinen Eiern der Spulwürmer sich allerdings in ziemlich mässigen Grenzen hält.

Die zwei Vorgänge, welche in unserem ersten Objekte räumlich voneinander geschieden sind, erfahren bei den Wirbeltieren eine zeitliche Trennung. Untersucht man z. B. das Ovarium eines neugeborenen Säugers, so findet man die meisten Eimutterzellen in verschiedenen Teilungsstadien. Schon in den ersten Lebensjahren des Säugers ist die definitive Zahl der jungen Oogonien erreicht und sind weitere Teilungen spezifischer Zellen innerhalb der Ovarien überhaupt nicht mehr anzutreffen.

Ist die Vermehrungsperiode der Ureier abgelaufen, haben wir somit sogenannte Oogonien vor uns, so beginnt die zweite Etappe der Entwickelung derselben, die Wachstumsperiode, welche sich in verschiedenen Tierklassen in sehr verschiedenem Umfange und Weise geltend macht. Aus der Wachstumsperiode gehen die jungen Eier (Oocyten I. Ordnung) als Geschlechtsprodukte von definitiver Grösse, Beschaffenheit und Ausbildung des Zelleibes, der Dotterlemente usw. hervor; die Kerne jedoch, welche während der Wachstumsperiode Umgestaltungen erfahren haben, die in keiner Hinsicht denjenigen der Zelleiber nachstehen und dem Kern der Oocyten (dem sogenannten Keimbläschen) in mancher Hinsicht eine Sonderstellung einräumen, sehen einer Reihe von tiefgreifenden Veränderungen entgegen, welche das Wesen der sich nun abspielenden Reifungsvorgänge bilden und sich im wesentlichen in einer Ausstossung eines Teiles des Kernchromatins — in einer Reduktion desselben äussern. Die ausgeschiedenen Chromatinelemente werden als Kerne von kleinen, schnell degenerierenden, rudimentären Zellen, sogen. Polkörperchen oder Richtungskörperchen aus dem Oocyten ausgestossen. Die typische

Zahl der Richtungskörperchen beträgt zwei (oder, wenn man die nachträgliche extraovale Halbierung des einen Körperchen in Betracht zieht, drei).

Es können somit die verschiedenen Entwickelungsstadien der Urgeschlechtszellen zu reifen Eiern durch folgendes, zuerst von Boveri aufgestelltes Schema am besten verdeutlicht werden (Abb. 1, rechte Hälfte). Dasselbe gilt zwar sowohl für Wirbeltiere, als auch für Wirbellose — es ist jedoch dabei, dem Obengesagten gemäss zu beachten, dass die Keimzone bei ersteren nur in die foetale Periode fällt, bei letzteren dagegen alle im Schema mitbegriffenen Etappen gleichzeitig vertreten sind.

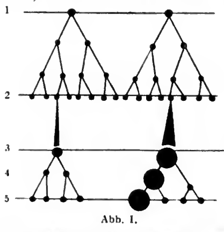


Abb. 1.

Links = Samenbildung. Rechts = Eibildung. 1 bis 2 = Keimzone (Vermehrungsperiode). Generationen von Spermatogonien und Oogonien. 2 bis 3 = Wachstumsperiode. 3 = Spermatocyt resp. Oocyt I. Ordn. 4. = Spermatocyten II. Ordn. Oocyt II. Ordn. und I. Richtnngskörper. 5. = 4 Spermatiden, Reifel und 3 Richtungskörper. 3 bis 5 = Reifezone (nach Boveri).

Beim näheren Eingehen auf die Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen ergeben sich mehrere unklare Punkte von zum Teil kardinaler Bedeutung.

Es lässt sich in der Tat nur in den allerseltensten Fällen eine annähernd vollständige Genealogie der Keimzellen bis in die allerfrühsten Entwickelungsstadien zurück verfolgen. Wenn man von diesen, in die Klassen der Wirbellosen fallenden Typen absieht, so können wir bei den Wirbeltieren nur das ziemlich unvermittelte Auftreten spezifisch aussehender „Urkeimzellen" erkennen, welche innerhalb der Keimdrüsenanlagen gelegen, einen Bestandteil des sogenannten Keimepithels bilden. Sowohl theoretische

Gründe, als auch einige, weiter unten zu besprechende Tatsachen berechtigen uns zur Annahme, dass die Ahnenzellen dieser, als spezifisch zu erkennenden Zellen, in allen Fällen relativ frühzeitig als „Geschlechtszellen" sich von den somatischen Zellen des jungen Keimes qualitativ unterscheiden und dass eine „Keimbahn" schon von den frühen Embryonalstadien an vorauszusetzen ist, jedoch keine morphologisch wahrnehmbare Eigentümlichkeit unserer Beobachtung bietet. Wenn somit das erste Auftreten der Urkeimzellen in den Keimdrüsenanlagen erstere als Bestandteile des „Keimepithels" erscheinen lässt, so spricht vieles dafür, dass sie in dasselbe als fremde Eindringlinge eingewandert, eine völlig unabhängige Herkunft — eine eigene Keimbahn haben (vergl. Taf. 36, Fig. 1 u. 2).

Die erste grundlegende Beobachtung in dieser Frage verdanken wir Boveri. Er hat an den Ascariseiern nachweisen können, dass bereits beim Uebergange in das Vierzellenstadium des Keimes, innerhalb der chromatischen Figur sich Erscheinungen geltend machen, welche eine Zelle, als zukünftige Keimbahn, vor allen übrigen somatischen Zellen auszeichnen (Taf. 4, Fig. 9—10). Diese Keimbahn lässt sich nun ununterbrochen bis in weitere Embryonalstadien — bis zur Anlage der Keimdrüsen verfolgen (Abb. 2 u. 3). Eine ebenso vollständige Keimbahn wurde von Haecker bei Crustaceen nachgewiesen. Das bedeutende Migrationsvermögen der Geschlechtszellen wurde andererseits für Coelenteraten und Selachier konstatiert. Wenn somit die Frage nach der Genealogie der Urkeimzellen, wenn auch zum Teil in hypothetischer Form, beantwortet wurde, so herrscht noch eine ziemlich weitgehende Ungewissheit in bezug auf diejenigen Vorgänge, welche zwischen den Urkeimzellen und den fertigen Oogonien, resp. Spermatogonien liegen; letztere beide Zellkategorien, welche mit ihrer Entstehung die so-

genannte Vermehrungsperiode (s. o.) abschliessen, entstehen durch wiederholte Teilungen aus ersteren; ob sie jedoch als ausschliessliche Erzeugnisse dieser

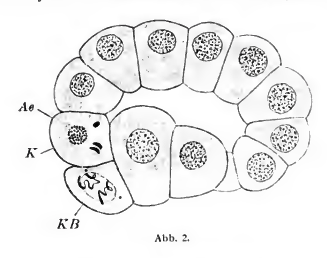


Abb. 2.

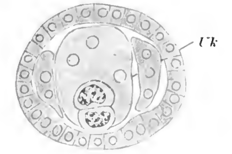


Abb. 3.

Abb. 2 u. 3. Jüngerer (2) und älterer (3) Embryo von Ascaris megalocephala. In der in Vorbereitung zur Teilung begriffenen Zelle KB findet keine Abstossung von Chromatinbestandteilen statt, woraus sich dieselbe als die „Keimzelle" erkennen lässt. Die bisher zur „Keimbahn" gehörige andere Tochterzelle (K) scheidet aus der Keimbahn, indem in der Aequatorialplatte (Ae) ihrer Teilungsfigur nur ein Teil des Chromatins (in Form zahlreicher Körnchen) erhalten bleibt, ein anderer abgestossen wird. Im älteren Embryo Abschluss der „Keimbahn" — zwei Urkeimzellen Uk (nach Boveri).

Teilungen zu betrachten sind, ob auch andere Zellen neben den Keimzellen aus den Urkeimzellen entstehen, ist eine vorläufig noch ungelöste Frage. Es kommen nämlich in den Keimdrüsen Zellen in Be-

tracht, welche, namentlich im weiblichen Geschlecht, mit den eigentlichen Keimzellen in intimem Connex stehend, als sogenannte Follicularzellen oder Nährzellen eine bedeutende Rolle bei den Wachstumsvorgängen und Dotterbildung der Eizellen zu spielen bestimmt sind. In den männlichen Drüsen kämen in dieser Hinsicht sowohl die sogenannten interstitiellen

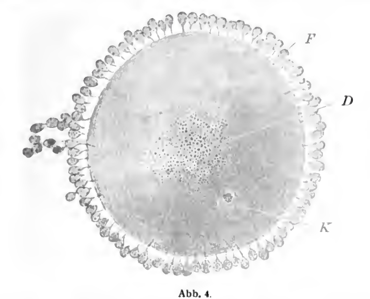


Abb. 4.
Menschlicher Oocyt in befruchtungsfähigem Zustande.
K = Keimbläschen mit Keimfleck; D = Dotterkugeln; F = Follicularzellen (Corona radiata) (nach Waldeyer, aus Hertwigs Handbuch).

Zellen als die Sertolinischen Zellen in Betracht. Die Beziehungen der wachsenden Eizellen zu ihren Nährzellen sind sehr verschiedenartiger Natur. Von besonderer Mannigfaltigkeit sind die Verhältnisse bei Wirbellosen: bald sind es, wie z. B. bei Anneliden, den jungen Oocyten innig angelagerte, mit letzteren zusammen in der Leibeshöhle frei flottierende Zellen, in anderen Fällen (verschiedene Insekten, Hymenopteren, Lepidopteren) finden wir vollständige Nährkammern, welche die wachsenden Eizellen einschliessen. In all diesen Fällen werden die Nähr-

Tab. 2.

Fig. 1. Befruchtetes Ei einer Forelle (Trutta fario), lebend, vom animalen Pole bei durchfallendem Lichte betrachtet. Durch die opake, halbdurchsichtige Eimembran, grosse und kleine Fettkugeln durchschimmernd, in der Mitte der ganz oberflächlich gelegene scheibenförmige, ungefurchte Keim (vgl. Taf. 5, Fig. 1). K = Keim.

Fig. 2. Keimscheibe der Forelle auf dem Achtzellenstadium, mit dem umgebenden Dotter herauspräpariert, lebend. Das Protoplasma der Furchungszelle von zart gelblicher Farbe, Fettkugeln durchschimmernd.

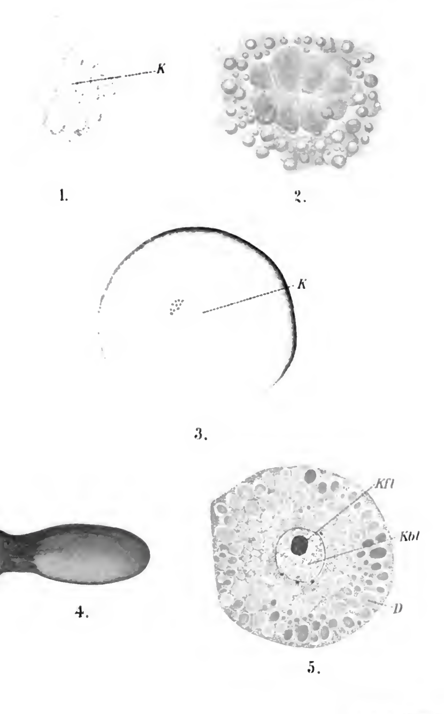
Fig. 3. Aelterer Oocyt vom Frosch (Meridionalschnitt). Der Oocyt hat seine definitive Grösse, Dotter- und Pigmentgehalt erreicht (dunkle animale, helle vegetative Hemisphäre). Im Zentrum grosses Keimbläschen mit zentral angehäuften chromatischen Nucleolen (Kernkarminfärbung). K = Keimbläschen.

Fig. 4. Ei eines Selachiers (Pristiurus) in seiner Hornschale, lebend. Durch die braungefärbte Eischale das blassgelbe Dotterellipsoid durchschimmernd. Der Keim bleibt dabei unsichtbar (vgl. Textabbildung 86).

Fig. 5. Oocyt einer Krabbe (Portunus corrugatus). Das Protoplasma ausgefüllt mit grösseren und kleineren Dotterkugeln. In der Umgebung des Keimbläschens einige ausgetretene Chromatinpartikel (?). Kbl = Keimbläschen, Kfl = Keimfleck, D = Dotterplättchen.

---

zellen von der wachsenden Eizelle allmählich völlig aufgebraucht, zuweilen auf dem Wege der Phagocytose. Ein wesentlich anderes Verhältnis der Nährzellen zu Eizellen finden wir dagegen bei den Wirbeltieren wieder: die jungen Oogonien sind von einer zunächst noch einschichtigen Hülle von Follicularzellen umgeben, welche bei der Weiterentwickelung des Komplexes durch lebhafte Wucherung bedeutend an Zahl zunehmen. Trotz des innigen Zusammenhanges der Follicularzellen mit dem Ooplasma vermittelst feiner Protoplasmabrücken kann ein eigentlicher Stoffverbrauch, eine Ernährung der Eizelle auf Kosten der S u b s t a n z der Follicularzellen nicht angenommen werden, da gegen das Ende der Wachstumsperiode der Eizelle auch der Follicularapparat auf der Höhe seiner Ausbildung steht.


K
K
Kfl
Kbl
D
1.
2.
3.
4.
5.

Die Funktionsweise der Follicularzellen bleibt somit in diesen Fällen noch durchaus unaufgeklärt.

Die Plasmabeschaffenheit einer jungen, im Beginne der Wachstumsperiode befindlichen Oogonie ist im allgemeinen in allen Tierklassen gleichmässig: es ist ein dichtes, meistend feinwabiges Protoplasma, welches in manchen Eiern als ein klassisches Bild der wabigen Struktur im Sinne Bütschlis angesehen werden kann. Durch das Auftreten der Dotterelemente und enorme Anhäufung letzterer in manchen Eiarten geht jedoch die ursprüngliche Gleichmässigkeit der Beschaffenheit verloren und man wird zur Unterscheidung scharf umschriebener Typen geführt (Waldeyer):

1. Isolecitale Eier, mit gleichmässiger Verteilung eines meist sehr spärlichen Dotters;
2. anisolecitale (ungleichmässig dotterhaltige) Eier: a) telolecitale;
   b) centrolecitale.

Die Kategorie 2a, welche unter den Wirbeltieren in verschiedenster Ausbildung die vorherrschende ist, bedingt eine Polarität der Eizelle, welche für die embryonale Entwickelung zuweilen von massgebender Bedeutung wird: die dotterarme Eihälfte wird als animale, die dotterreiche als vegetative bezeichnet. Die Dotterelemente selbst sind von sehr verschiedener chemischer und namentlich morphologischer Beschaffenheit. Bei den dotterärmsten Eiern, wie sie namentlich bei vielen Wirbellosen, z. B. bei Echinodermen vorkommen, lässt sich streng genommen kein scharfer Unterschied zwischen dem Inhalt der Plasmawaben als echter Plasmabestandteile und den kleinsten Dotterkugeln durchführen. Bei den sehr dotter-



Abb. 5.

Dotterplättchen aus einem Tritonei.

armen Säugetiereiern findet man unschwer, namentlich im Zentrum der Eizelle, Anhäufungen grösserer, vacuolenartiger, stark lichtbrechender, als Dotterelemente anzusprechender Körper (Abb. 4). Die Dotterelemente der am schwersten beladenen Sauropsideneier bestehen aus verschiedenartigen grossen und kleinen Dotterkugeln, welche ihrerseits zahlreiche kleinere geformte Elemente, zum Teil Fetttröpfchen, einschliessen (Taf. 12). Die Dotterelemente der Amphibien treten als ziemlich regelmässige Körner oder Plättchen auf (Abb. 5). Die relativen Mengenverhältnisse und topographischen Beziehungen der Dotterelemente zum eigentlichen Protoplasma sind ebenfalls sehr verschiedenartiger Natur: bei relativ dotterreichen Eiern verschiedener Amphibien lässt sich noch z. B. eine protoplasmatische Grundlage innerhalb der ganzen Eizelle mit Sicherheit nachweisen. Anders bei den schwer beladenen Eiern von Fischen und Sauropsiden, bei welchen keine Veranlassung vorliegt, echtes Protoplasma ausserhalb des animalen Poles des Eies, wo dasselbe als eigentlicher Keim angehäuft ist, anzunehmen.

Die Dotterbildung in der wachsenden Oogonie ist eine zum grossen Teile noch nicht aufgeklärte, wenn auch theoretisch sehr interessante Erscheinung einer reichlichen Aufstapelung eiweissartiger, concentrierter Nährstoffe innerhalb einer Zelle. Als eigentliches dotterbildendes Organ wurden in den meisten Oogonien Substanzanhäufungen, sog. Dotterkerne Balbianis, vitellogene Schichten usw. beschrieben, deren Bedeutung für die Dotterbildung jedoch von sehr unbestimmtem und kaum grundlegendem Werte zu sein scheint. Es handelt sich meistens um eine dichte, sichelförmige, den Kernen dicht anliegende Plasmaanhäufung, welche von manchen Autoren in innige Beziehung zum Kerne gebracht wird (Taf. 1, Fig. 2). In den weiteren Wachstumsperioden findet eine vollständige Desagregation dieser vitello-

genen Schicht innerhalb des Eiplasmas statt, wodurch dasselbe ein wie bestäubtes Aussehen erhält. Es scheint nach manchen Autoren, dass von diesen feinsten Partikeln der vitellogenen Schicht, gewissermassen als Bildungszentren, die eigentlichen Dotter-

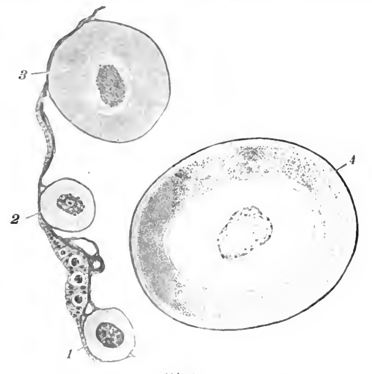


Abb. 6.
Schnitt durch den Eierstock eines Salamanders. Im Keimepithel einzeln junge Oocyten zerstreut. 1—4: verschiedene ältere Entwicklungsstadien der Oocyten. 1—3: noch dotterfrei. 4: im peripheren Eibezirk mächtige Dotterzone.*

elemente ihren Ursprung nehmen. Die genetischen Beziehungen beider in Betracht kommender Elemente scheinen jedoch keinesfalls völlig aufgeklärt zu sein; auch müssen bei manchen Tieren, wie z. B.

*) Anm. In 4 zwischen Kern und Dotterzone das Plasmafeld irrtümlicherweise weiss dargestellt.

Salamandern, die Dotterplättchen in ihrem ersten Auftreten in irgend einer Weise an eigentümliche im Eiplasma verteilte Vacuolen gebunden sein (Taf. 1, Fig. 4). Es erscheint durchaus nicht ausgeschlossen, dass sie gewissermassen wie aus einer Mutterlauge krystallartig ihre Entstehung nehmen. Es ist aber vor allem die bedeutsame Tatsache zu beachten, dass das erste Auftreten der Dotterelemente keinesfalls regellos innerhalb des Zelleibes zu erfolgen pflegt,

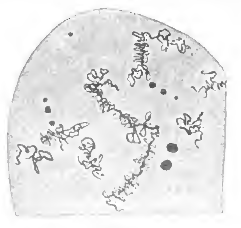


Abb. 7.
Teil des Keimbläschens eines Oocyten von Triton. Nucleolen und kompliziert geformte Chromosomen (nach Born).

sondern meistens in deutlichen konzentrischen Schichten, von der Peripherie des Eies beginnend gegen das Zentrum desselben fortschreitet. Die Betätigung der anliegenden Follicularzellen an der Dotterbildung wird durch diese Tatsache allein im höchsten Grade wahrscheinlich.

Von grosser, bis jetzt noch weniger aufgeklärter Bedeutung scheint für die Dotterbildung auch die Betätigung des Kernes der wachsenden Oocyten zu sein. Der im Beginne der Wachstumsperiode wenig auffällige Zellkern gewinnt in den der Reife nahen Eizellen eine auffällige Grösse und Beschaffen-

heit, deren Bedeutung in vielen Fällen noch rätselhaft bleibt. Abgesehen von seiner auffallenden Grösse, ist das Keimbläschen, namentlich der dotterreichen Eier, durch die eigentümliche Verteilung der Chromatinsubstanzen ausgezeichnet. Der Kernsaft des ersteren besitzt eine auffallende chromatische Färbbarkeit, was vielfach auf reichliche Anwesenheit von fein verteiltem oder gelöstem Chromatin in demselben zurückgeführt wurde. Die Chromosomen zeichnen sich aus durch ihre auffallende Vielgestaltigkeit und eigentümliche, struppige Konturen, welche sie vielfach mit Weihwedeln, Lampenbürsten usw. vergleichen liessen. Am auffallendsten jedoch sind die sogenannten Keimflecke oder Nucleolen. Es sind in erster Linie echte, achromatische Plastinnucleoli, zum grössten Teil jedoch Pseudonucleoli-resp. Chromatinkugeln. Diese letzteren können eine Riesengrösse erreichen und die gesamte Chromatinmenge des Kernes in sich aufnehmen (Taf. 1, Fig. 6). Es kann als allgemeine Regel angesehen werden, dass kleine dotterarme Eier nur einen Nucleolus, grosse, dotterreiche deren sehr zahlreiche, bis mehrere Hundert besitzen (namentlich Fische, Amphibien usw.). Ueber die Beziehungen der Nucleolen zur Bildung von Chromosomen wird weiter unten die Rede sein. Es interessiert uns aber vor allem, dass vielfach ein Uebertritt derselben in das Protoplasma beobachtet wurde (Taf. 2, Fig. 5) und von manchen Autoren eine Beteiligung derselben an der Bildung des Dotters angenommen wird.

Die Wachstumsperiode der Eizellen ist gleichzeitig auch der Zeitpunkt der Entstehung spezieller Eihüllen. Man unterscheidet allgemein primäre Hüllen, welche vom Ooplasma selbst gebildet werden, sekundäre, welche vom Follicularepithel stammen und tertiäre, welche beim Durchtritt des Eies durch den mütterlichen Genitaltraktus vom letzteren geliefert werden. Zur ersten Gruppe ge-

hören die sehr dünne Dotterhaut (Membrana vitellina) und die mächtigere, radiär gestreifte Zona pellucida oder radiata (Abb. 15, 16, 17); inwiefern letztere von dem Ooplasma selbst, oder auch von den anliegenden Basalteilen des Folliculärepithels geliefert wird, ist eine noch nicht völlig entschiedene Frage. In vielen Fällen lassen sich feine Fortsätze der Follicularzellen durch die Zona radiata bis zum Ooplasma verfolgen. Echte sekundäre Hüllen (Chorion) sind nur bei Wirbellosen vertreten, die tertiären Hüllen, wie Gallerthüllen, Schalen usw. können hier unberücksichtigt bleiben.

Das Bild eines wachsenden, noch nicht reifen Oocyten wird in der Regel durch das sogenannte Oozentrum, d. i. ein Centrosoma mit eigentümlicher, sphaerenartiger Hülle (dem Idiozoma) vervollständigt. Das Oozentrum wurde in vielen Eiarten, sowohl Wirbelloser wie Wirbeltiere vorgefunden und seine centrosomale Natur durch seine Entstehung aus den Polkörpern der letzten vorangegangenen Teilung der Urkeimzellen nachgewiesen. Bei sehr vielen vor der Reife stehenden Eiern werden die Oocentra dagegen vermisst, wie ja auch reife Eier nur in seltensten Fällen noch ein Centrosoma besitzen (s. u.).

Die Samenzellen.

Die Formenmannigfaltigkeit der fertigen Spermatozoen (Spermien) verschiedener Wirbeltierklassen und namentlich Wirbelloser übertrifft bei weitem die Verschiedenheiten, welche innerhalb der Eizellen nachweisbar sind. Es lässt sich jedoch auch hier ein allgemein durchgehendes Prinzip im Aufbau erkennen, welches namentlich durch die Heranziehung der Vorgänge der Spermatogenese klar hervortritt. Es werden allgemein an einem Spermium Kopf und Schwanz unterschieden, denen das Halsstück als selbständiger Bestandteil eingeschaltet

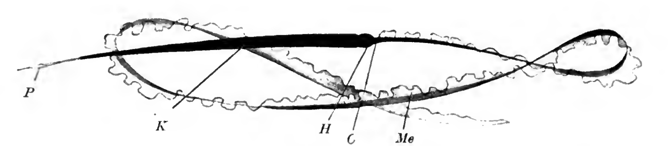


Abb. 10. Spermium von Amphiuma (Amphibium). C = Hinteres Centralkörperchen (vergl. Text); H = Halsstück (aus dem stark vergrösserten vorderen Centralkörper hervorgegangen. K = Kopf; Me = Undulierende Membran. P = Perforatorium (nach Mac-Gregor).

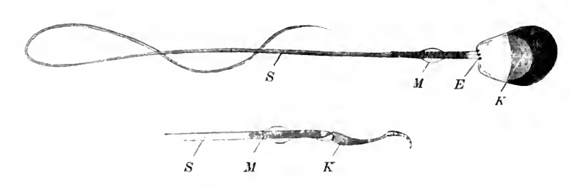


Abb. 8 u. 9. Reifes Spermium des Meerschweinchens. Abb. 8. Der Kopf von der breiten Seite sichtbar. Abb. 9. Profilansicht. K = Kopf; M. = Mittelstück mit Spiralhülle; E = Endknöpfchen aus 3 Teilen bestehend; S. = Schwanz (n. Meves).

wird. Als Hauptcharakteristikum des Kopfes kann, abgesehen von seiner typischen, scharf abgesetzten Gestalt, seine chemische und dementsprechend auch färberische Beschaffenheit gelten; er scheint fast ausschliesslich aus Nucleinen zusammengesetzt zu sein, was bei seiner Entstehung aus dem Kern der Spermatide auch verständlich ist (die weiteren Bestandteile des Kopfes vgl. Abb. 10).

Das dem Spermienkopfe sich anschliessende Halsstück wird in seiner Bedeutung ebenfalls hauptsächlich auf ontogenetischem Wege erkannt: es schliesst als stark lichtbrechendes Endknöpfchen Bestandteile von Centrosomen der Spermatiden (das vordere und die Hälfte des hinteren) in sich ein und liefert dementsprechend seinerseits die Centrosomen bei der Befruchtung. Die drei Glieder des Schwanzes (Mittelstück oder Verbindungsstück, Hauptstück und Endstück) variieren je nach Species im weitesten Masse. Der Schwanz ist durch die Anwesenheit eines durchgehenden Achsenfadens, welcher vom hinteren Centrosom des Halsstückes seinen Ursprung nimmt, völlig charakterisiert; er wird allgemein als contractiles Gebilde, ähnlich einer Cilie und somit als Motor des Spermiums angesehen. Durch Maceration lässt sich der Achsenfaden in eine Anzahl einzelner Fibrillen zerlegen. Die einzelnen Abschnitte des Schwanzes werden durch entsprechende Umhüllung zumeist scharf voneinander abgesetzt. Das Mittelstück ist vornehmlich durch Anwesenheit einer eigentümlichen, resistenten Spiralhülle ausgezeichnet, welche nach vorne und hinten scharf abschliesst und deren Entstehung aus eigentümlichen, in den Spermatiden vorkommenden Körnern (Mitochondria-Benda) sich ableiten lässt. Das hintere Ende des Mittelstückes wird durch eine Schlusscheibe markiert, welche aus einem Teil des hinteren Centrosoma seine Entstehung nimmt. Die Einhüllung des Hauptstückes ist einfacher

Art bei den Säugern und einigen anderen Tieren, gestaltet sich dagegen zu einem höchst komplizierten Apparat mit undulierenden Membranen usw. bei den Amphibien. Das Endstück wird schliesslich als aus dem nackten Achsenfaden bestehend angenommen.

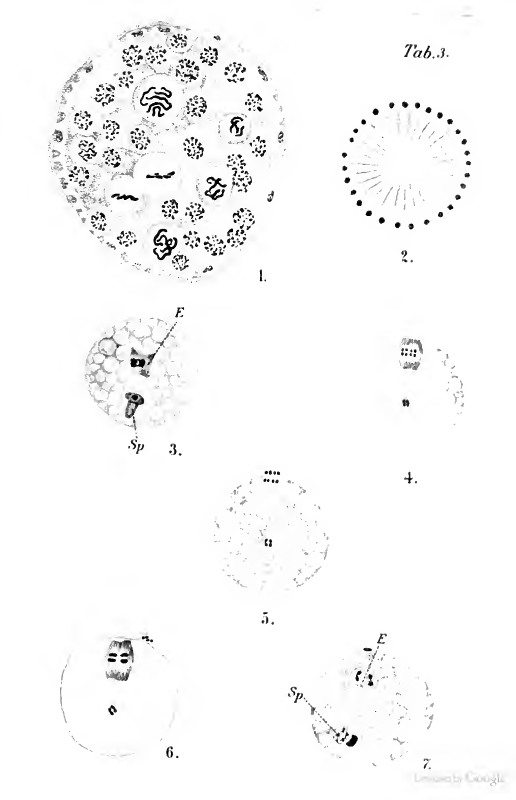
Die ersten Etappen der Entwickelung der Geschlechtsprodukte — die Vermehrungs- und Wachstumsvorgänge —, welche bei weiblichen Produkten der Wirbeltiere nur in den foetalen oder postfoetalen Abschnitt fallen, gehen stetig und ununterbrochen während des ganzen geschlechtsreifen Lebens des männlichen Individuums in seinen Keimdrüsen vor sich, wobei die dritte Stufe der Entwickelung — die Reifeerscheinungen — nur als vorbereitende Prozesse für den abschliessenden Vorgang der eigentlichen Spermatogenese, die Ausbildung des eigentümlich beschaffenen Spermiums, auftreten. Ein analoger Vorgang fehlt natürlich den Eizellen, welche ja auf einer morphologisch völlig indifferenten Stufe verharren.

Es wurde bereits eingangs hervorgehoben, dass der Vermehrungsperiode der Samenzellen eine ausserordentliche, dem Wachstum der betreffenden Zelle eine nur sehr untergeordnete Bedeutung zukommt.

Als unmittelbare, oder durch wiederholte Teilungen entstandene Abkömmlinge der Ursamenzellen werden in den samenbereitenden Kanälchen eines geschlechtsreifen Hodens, der Wand derselben dicht angelagert, sogenannte Spermatogonien oder (nach einigen Autoren) deren Mutterzellen vorgefunden. Bei ständigem, ununterbrochenen Verbrauch der ersteren für die Samenbildung findet innerhalb dieser, gewissermassen als Reserve stets erhaltenen Zellen, eine lebhafte Vermehrung statt. Nach Ablauf einer bestimmten Anzahl von Teilungen tritt die Spermatogonie, welche somit zur letzten wird, in die an sich ziemlich belanglose Wachstumsperiode ein, aus welcher sie als Spermatocyt erster Ordnung

Tab. 8.

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch die Eierstocksröhre des Spulwurmes (Ascaris megalocephala). Fig. 1 jüngeres Stadium (starke Vergrösserung). Fig. 2 älteres Stadium (mittlere Vergrösserung). — Fig. 1. Vermehrungsperiode. Lebhafte Vermehrung der Oogonien. In einigen Aequatorialplatten lässt sich die Zahl der Chromosomen auf 4 (Normalzahl der somatischen Zellen der Ascaris) bestimmen. — Fig. 2. Wachstumsperiode. Die wachsenden Oogonien als gegeneinander abgeflachte pyramidenartige Zellen, rosettenartig um einen Plasmastrang zentriert. Die Kerne verklumpt. Chromatinstruktur nicht erkennbar. — Fig. 3—6. Befruchtungs- und gleichzeitig Reifungsstadien der Ascariseier. — Fig. 3. Der aus dem Zustande des Stadiums Fig. 2 durch Grössenzunahme und Abrundung hervorgegangene Oocyt wurde soeben befruchtet. Der Eikern liegt im Zentrum des Eies und lässt bereits Andeutungen der sich vorbereitenden Reifteilung (Ausstossung der Richtungskörper) erkennen. Das Kernchromatin in zwei kompakten, viereckigen Klumpen (Andeutungen der Vierergruppen) konzentriert. Um dieselben herum ein Gewirr feiner achromatischer Fäden. Das soeben eingedrungene Sperma hat noch seine ursprüngliche Form beibehalten. Das ganze Chromatin kugelig verklumpt und von dunklem, dichtem Plasma umgeben. Dem Spermakern sich anschliessend der zuckerhutähnliche, belanglose, frühzeitig schwindende „Glanzkörper". — Fig. 4. Der Eikern ist in eine regelmässige tonnenförmige erste Richtungsspindel umgewandelt (Centrosomen fehlen!). Das Chromatin besteht aus zwei Vierergruppen (jedes Chromosom ist ein kurzes Stäbchen, welches in Fig. 4 und 5 im Querschnitte kreisförmig erscheint, in Fig. 6 von der Seite sichtbar ist). Das Spermachromatin lässt bereits zwei deutliche Chromosomen erkennen, welche im Zentrum einer sternförmigen dichten Plasmahülle liegen. — Fig. 5. Ausstossung des ersten Richtungskörpers, beide Vierergruppen halbiert, Sperma unverändert. — Fig. 6 Ausstossung des zweiten Richtungskörpers. Aus den dem Ei nach den vorhergegangenen Vorgängen verbliebenen vier Chromosomen hat sich die zweite Richtungsspindel rekonstruiert. Der zweite Richtungskörper wird demnach nur noch zwei Chromosomen enthalten (vgl. nächste Figur). — Fig. 7. Das dem reifen Ei verbliebene Chromatin rückt von der Oberfläche ab und rekonstruiert einen ruhenden Kern. Kernmembran sichtbar. Die beiden Chromosomen lösen sich allmählich in ein unregelmässiges Chromatingerüst auf. Der Spermakern hat seine Plasmahülle verlassen und läuft dem Eikern analoge Umwandlungen durch. E = Eikern, S = Spermakern.


Tab.3.
1.
2.
E
Sp
3.
4.
5.
6.
E
Sp
7.

mit einem eigentümlichen, zur unmittelbaren Karyokinese vorbereiteten Kern, hervorgeht.

Die Vorgänge, die nun jetzt bei der Samenbildung zu schildern sind — die Reifeerscheinungen — die sich ausschliesslich auf das Kernchromatin beziehen, haben ein vollständiges Analogon in den Eizellen, treten jedoch bei letzteren nur sehr spät, unmittelbar vor oder gar während der Befruchtung auf; es wird daher zweckmässig sein, dieselben, von den übrigen Fragen der Samenbildung losgelöst, in einem späteren Zusammenhange zu besprechen.

Die Spermatocyten I. Ordnung liefern durch Teilung 2 Spermatocyten II. Ordnung, diese wiederum 2 Spermatiden. Mit dieser Teilung ist der Reifungsvorgang abgeschlossen und gleichzeitig ein Zustand der Samenzelle erreicht, welcher dieselbe als gleichwertig einem reifen, befruchtungsfähigen Ei setzt (nach Ausstossung der Richtungskörper, Abb. 1). Eine weitere Teilung der Spermatiden findet nicht mehr statt, es schliessen sich vielmehr die eigentümlichen Umwandlungen derselben zu einem Spermium an.

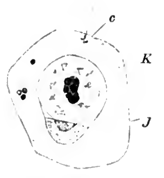


Abb. 11.

Spermatide des Meerschweinchens, sich in ein Spermium umwandelnd. Die beiden Centralkörper c haben ihre Hülle J (Idiozoma) verlassen, sind an die Oberfläche gerückt; vom äusseren Centralkörper geht der Axenfaden ab. K = Kern (nach Meves).

Eine Spermatide — eine in der Regel kugelige Zelle mit einem grossen Kern, enthält in ihrem Zelleib ein eigentümlich (in ein sogen. Idiozoma) umhülltes, gewöhnlich doppeltes Centrosoma und, wie neuerdings nachgewiesen, eigentümlich feinkörnig differenziertes Protoplasma oder dessen Produkt, das sogenannte Mitochondria (Benda), zuweilen auch als kompakte Mitochondriakörper auftretend.

Die nun sich anschliessenden Vorgänge der Spermatogenese lassen sich am besten an der Hand der Abbildung vergegenwärtigen. Es ergibt sich als hauptsächliches Ergebnis folgendes: a) der Kopf des Spermatozoon wird aus dem Kern der Spermatide durch eigentümliche Umgestaltungen der Configuration und Beschaffenheit desselben gebildet; b) das Perforatorium (falls es ausgebildet wird) entsteht aus dem Idiozom, nachdem dasselbe von den Zentralkörpern verlassen wird; c) das vordere Ende des Mittelstückes (das Halsstück) enthält im wesentlichen die Umformungsprodukte der Centrosomen; d) der Achsenfaden wächst aus dem hinteren Centrosom sehr frühzeitig hervor; e) die Umhüllung desselben, resp. die undulierende Membran usw. wird wohl aus dem Zelleib der Spermatide entstehen, obwohl die näheren Vorgänge noch nicht aufgeklärt sind; f) die Spiralhülle des Mittelstückes entsteht aus der Mitochondria.

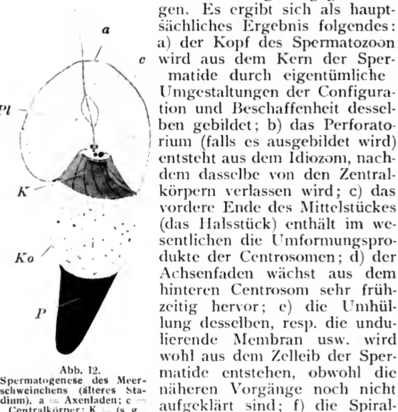


Abb. 12.
Spermatogenese des Meerschweinchens (älteres Stadium). a = Axenfaden; c = Centralkörper; K = (s. g „Kragen“ — (vergängliches, dem Meerschweinchen eigentümliches Gebilde). Ko = Kopf; p = Perforatorium; pl = Plasmaklumpen (nach Meves).

Die Vorgänge der Reifung.

Es geht aus dem oben Geschilderten hervor, dass das am Ende der Wachstumsperiode stehende, in seiner Grösse, Dotterbeschaffenheit usw. definitive, mit einem grossen Keimbläschen versehene Ei (Oocyt I. Ordnung) in bezug auf seine Chromatin-

verhältnisse dem Spermatocyten I. Ordnung gleichgestellt werden muss, da beide Produkte in die Periode der eigentümlichen Kernumwandlungen eintreten und je vier Zellen aus sich entstehen lassen, wobei es sich bei der Samenbildung um vier völlig gleichwertige Spermatiden, bei den Eireifungsvorgängen um Entstehung neben der reifen Eizelle von drei abortiven, rudimentären Zellen, sog. „Richtungskörpern", handelt (Abb. 1). Betrachten wir die Kerne beider reifen Geschlechtszellen vor der Befruchtung und berücksichtigen die vorhin konstatierte Regel von der Konstanz der Chromosomenzahl in allen Zellen, auf allen Stadien einer gegebenen Species, so erhellt schon a priori die Notwendigkeit, bei den reifen Geschlechtszellen nur je die Hälfte der üblichen Chromosomenzahl zu erwarten, wenn nicht anders entweder die aus der Befruchtung resultierende Anzahl der Chromosomen in jeder Generation das Doppelte der ursprünglichen Zahl betragen, und somit im schnellen Tempo ins Unendliche wachsen, oder die Hälfte der Chromosomen des befruchteten Eies aus demselben wieder eliminiert werden oder einzelne Chromosomen miteinander verschmelzen sollen. Da keine von diesen Eventualitäten zutrifft, so ist es auch nicht verwunderlich, dass die Tatsachen der ersten Erwartung entsprechen und die Reifevorgänge wirklich mit einer numerischen Reduktion der Chromosomenzahl in beiden Geschlechtsprodukten abschliessen. Eine davon unabhängige, theoretisch viel diskutierte und bis jetzt noch unentschiedene Frage bezieht sich auf den inneren Charakter der Reduktion — ob dieselbe qualitativ ist, wie es W e i s s m a n n annimmt, oder nur quantitativ, wie es von vielen Forschern angenommen wird, ist noch strittig. Die morphologischen Verhältnisse konnten bis jetzt keine völlig eindeutige Beurteilung erfahren. Die Reduktion des Chromatins wird durch folgende Vorgänge eingeleitet: das Chromatingerüst der Spermatocyten resp. Oocyten

weist in den Prophasen eine Anordnung seiner Elemente auf, die von der üblichen abweicht: es entstehen nämlich statt n nur $\frac{n}{2}$ Einheiten, wobei jedoch jede dieser Einheiten aus vier regelmässig gruppierten Chromosomen besteht und dementsprechend die Bezeichnung der Vierergruppen oder Tetraden führt. Die Gesamtzahl der Chromosomen beträgt somit in den Prophasen $\frac{n}{2} \cdot 4 = 2n$. Durch nachfolgende Teilung erlangen die Teilprodukte (Spermatocyten II. Ordnung, resp. Oocyt II. Ordnung und I. Richtungskörper) die typische Chromosomenzahl n wieder; die neuentstandenen Zellen treten jedoch ohne entsprechende Ruhepause in eine erneuerte Teilung, wobei die typische Längspaltung der Chromosomen in der Aequatorialplatte ausbleibt, die Tochterplatten somit nur je die Hälfte der typischen Zahl $n - \frac{n}{2}$ enthalten. Dieser Tatbestand kann nun verschieden ausgelegt und verstanden werden, je nach Entstehungsweise und Teilung der Vierergruppen.

Nimmt man an, was eigentlich das naheliegende ist, dass die Tatsache der numerischen Reduktion durch das Auftreten selbst von $\frac{n}{2}$ Einheiten gegeben und vollzogen ist, so wäre die Einheit selbst (Tetrade) nur insofern von einem gewöhnlichen Chromosom abweichend, als statt einer einfachen eine doppelte Längsspaltung vollzogen wäre, was in Anbetracht des Ausfalles eines Ruhestadiums zwischen den beiden Teilungen, sehr zweckmässig und verständlich erscheint. Nimmt man dagegen mit Weissmann und seiner Schule an, dass in der scheinbar halben Zahl der Einheiten (Tetraden) die volle Zahl der Chromosomen noch verborgen ist, indem jede

Tetrade implicite 2 Chromosomen, jedes der Länge nach gespalten enthält, so würde das Ergebnis der Teilungen ein wesentlich anderes, als sonst werden: ist eine Tetrade von der Zusammensetzung ab, so

ab
ab
ab

sind ihre Teilprodukte [ab / ab] Cyten II. Ordnung und [ab / ab]

ab
ab
ab
ab

(reife Geschlechtsprodukte), was durchaus in Uebereinstimmung mit den sonstigen Teilungen steht; ist dagegen eine Tetrade a — b, so liefert die

a — b

erste Teilung [a — b] (Aequationsteilung), die zweite [a — b]

dagegen [a] [b] [a] [b] — eine echte Reduktion. Die theoretische Tragweite dieses Unterschiedes wird ersichtlich, wenn man sich auf den Standpunkt Weissmanns stellt und den verschiedenen Chromosomen resp. Einzelabschnitten der Fäden verschiedene Qualitäten vindiziert. Jede Querteilung eines Chromatinelementes wäre demnach qualitativ, jede Längsspaltung dagegen nur quantitativ. Von der Verwirklichung des einen oder des anderen Entstehungs- und Teilungsmodus der Vierergruppen hängt es somit ab, ob die reifen Geschlechtsprodukte im Vollbesitze ihrer Qualitäten sind oder nur die Hälfte

derselben haben. Die Befruchtung wäre demnach eine Ergänzung der fehlenden Qualitäten, eine gegenseitige Vervollständigung der Geschlechtsprodukte. Eine rein morphologische Entscheidung dieser theoretischen Eventualitäten wäre kaum gegeben, könnte man sogar die Entstehungsweise der Tetraden besser, als es bisher geschehen, verfolgen. Die Akten über diese schwierige Frage sind bis jetzt noch nicht geschlossen. Die Entstehung der Vierergruppen wurde des genaueren bei verschiedenen Wirbellosen, wie Copepoden usw. untersucht, die Teilungen der Vierergruppen, wie die Erscheinungen der Befruchtung im allgemeinen sind in klassischer Weise an den Geschlechtsprodukten der Ascaris meg. zu verfolgen. Den Wirbeltieren scheint die von den Wirbellosen bekannte typische Form der Vierergruppen nicht eigen zu sein, wohl aber Aequivalente derselben, die sich in mancher Hinsicht mit ihnen vergleichen lassen, so vor allem das Vorkommen ringförmig geschlossener Kernschleifen bei der I. Spermatocytenteilung der Salamander: die Hälften des Ringes werden in den Metaphasen durchgerissen, in den Anaphasen findet bereits eine Längsspaltung der Teilhälften, als Vorbereitung zur nächsten Teilung statt (heterotyper Teilungsmodus).

Das Problem der Entstehung der Vierergruppen und speziell die Bildung der Chromosomen der Richtungsspindel führt uns auf die wichtige und vielfach diskutierte Frage über Persistenz der Individualität der Chromosomen. Wir wollen diese Frage speziell an einigen Beispielen der Umwandlung des Keimbläschens erörtern: Bei den dotterreichen Eiern der Amphibien und Selachier sieht man ziemlich frühzeitig (noch ehe die Dotteranlagen auftreten) den Kern seine gewöhnliche Beschaffenheit verlieren und gleichzeitig mit bedeutender Grössenzunahme auch eigentümliche Veränderungen des Chromatingerüstes erfahren; es sondern sich aus demselben peripher

liegende zahlreiche Nucleoli einerseits und es erfährt das übrige Chromatin eine feine Verteilung im Kernsaft andererseits. An Stelle deutlicher, diskreter Chromosomen sieht man ganz verschwommene, blasse Fäden, die dann eine eigentümliche zottige Beschaffenheit erhalten, welche sie mit Lampenbürsten oder Weihwedeln vergleichen liess. Es ist bis jetzt nicht einwandfrei gelungen, diese Gebilde als Vorstufen der zu bildenden Kernschleifen zu verfolgen. Es scheint vielmehr, dass sie vorübergehender Natur sind, sich ebenfalls im Kernsaft auflösen oder verteilen und es schliesslich zu einem Stadium kommt, wo nur ein Häuflein zentral gelegener Nucleolen als morphologisch erkennbares Substrat des Chromatins erhalten bleibt (vgl. Fig. 3, Taf. 2). Es erfolgt dann eine allmähliche Rekonstruktion der Chromosomen aus diesen Nucleolen. Erstere hätten somit keinerlei morphologische Kontinuität mit den Chromosomen der vorhergegangenen Oogoniengeneration.

Die geschilderten Verhältnisse sind mehr speziellen Charakters; viel allgemeiner Natur ist die Tatsache, dass bei der Umwandlung des grossen Keimbläschens in die relativ kleine Richtungsspindel ein nur unbedeutender Teil des gesamten Kernmaterials (Kernsaft usw.) Verwertung findet, der grösste Teil des Kernes dagegen sich mit dem Eiprotoplasma vermischt und noch einige Zeit darin zu erkennen ist.

Die Befruchtung.

Die geschlechtliche Fortpflanzungsweise setzt spezielle, ausschliesslich der embryonalen Entwickelung des neuen Organismus gewidmete Geschlechtszellen, d. h. Eier, voraus. Ob dagegen diese Eizellen an sich ohne weiteres nach erlangter Reife ihre Entwickelung beginnen (Parthenogenesis) oder erst der Befruchtung durch Spermatozoen bedürfen, ist ein Unterschied mehr sekundärer Natur.

Tab. 4. (Fortsetzung von Tab. 3.)

Fig. 1. Ei- und Spermakern des Ascariseies im Ruhestadium, von identischer Gestalt und voneinander nicht mehr unterscheidbar. Zwischen beiden ein rundliches Feld von dichtem Plasma, sogenanntem Archoplasma, gelegen, innerhalb welchen bei stärkeren Vergrösserungen das Centrosom unterschieden werden kann.

Fig. 2 u. 3. Vorbereitungen zur Furchungsteilung. Innerhalb der Kerne rekonstruieren sich je zwei Chromosomen von langer, schleifenförmiger Gestalt. Das Centrosom wird deutlich sichtbar (Fig. 2) und liefert durch Halbierung zwei Tochtercentrosomen mit hinzugehörigen Archoplasmasphären.

Fig 4. Die Kernmembran geschwunden. Archoplasmasphären in mächtige Strahlungen umgewandelt. Die Chromatinschleifen ordnen sich in die Aequatorialplatte ein.

Fig 5. Aequatorialplatte. Ansicht vom Pole der Spindel. Typische unsymmetrische Anordnung der Chromatinschleifen.

Fig. 6. Ausgebildete erste Furchungsspindel.

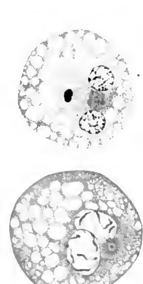
Fig. 7. Anaphase der Teilung.

Fig. 8. Die beiden ersten Furchungszellen, den Kernen Archoplasmamassen mit (bei stärkerer Vergrösserung nachweisbaren) Centrosomen anliegend.

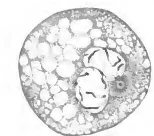
Fig 9. Zweiter Teilungsschritt. Zu beachten sind: a) Stellung der beiden Furchungsspindeln rechtwinkelig zueinander (infolgedessen hat das Vierzellenstadium vorübergehend die Form eines T); b) in der Zelle links wird ein Teil des Chromatins abgestossen (verbleibt in der Aequatorialebene), wodurch die Tochterzellen als zukünftige somatische Zellen zu erkennen sind (vgl. S. 10 bis 12). In der zweiten, die „Keimbahn" einschliessenden Zelle bleibt das ganze Chromatin erhalten.

Fig. 10. Vierzellenstadium (aus der T-Figur, vgl. Fig. 9, entstanden). In zwei Zellen sind die reduzierten, kleinen ellipsoiden Kerne, in den zwei anderen grosse gelappte Kerne zu erkennen (bei der nächsten Teilung wird innerhalb eines dieser letzteren ein Diminutionsvorgang des Chromatins, vgl. Abb. 2, resp. eine Ausschaltung dieser Zelle aus der Keimbahn stattfinden).

Warum einige, namentlich niedere Tierarten das Vermögen einer parthenogenetischen Entwickelung besitzen, den meisten höheren Organismen dasselbe dagegen abgeht, ist eine noch völlig rätselhafte Frage, welche in den uns bis jetzt bekannt gewordenen



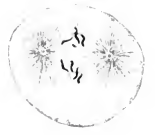
1.



2.



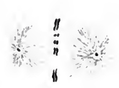
3.



4.



5.



6.

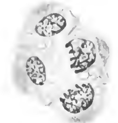
7.



8.



9.



10.

morphologischen Tatsachen keine Beantwortung erfährt. Noch eigentümlicher ist das Vermögen einiger Organismen, sich sowohl durch parthenogenetische als durch befruchtete Eier fortzupflanzen, wie es ja bekannterweise u. a. die Bienen tun.

Auch das Wesen der Befruchtung selbst ist nichts weniger als aufgeklärt. Die bis vor kurzem noch geltenden Erklärungsversuche derselben mussten durch die neueren Erfahrungen über künstliche Parthenogenese wesentlich modifiziert werden.

Es ist nicht zu leugnen, dass die Morphologie der Befruchtung uns im allgemeinen und speziellen wie selten eine andere celluläre Frage bekannt ist. Wir wissen, dass in allen Fällen der Kopf und das Centrosoma eines Spermiums in die Eizelle eindringen, dass aus dem Kopfe des Spermiums ein Kern entsteht, der bis in alle Einzelheiten mit dem Eikern identisch ist, dass beide Kerne sich zur gemeinsamen Teilung anschicken und zusammen das Chromatin zu einer gemeinsamen karyokinetischen Figur, der sogenannten Furchungsspindel liefern, deren Centrosomen in vielen Fällen sicher, in anderen höchstwahrscheinlich aus dem Centrosoma des Spermiums geliefert werden.

Wenn man somit geneigt wäre, das Wesen der Befruchtung in diesen Vorgängen zu erblicken, mit anderen Worten die Entwickelung des Eies von der Zufuhr einer neuen Chromatinmenge und des Centrosoma abhängig zu machen, so wird diese Ansicht hinfällig, wenn wir erfahren, dass Seeigeleier, welche normalerweise stets einer Befruchtung unterliegen, durch Einwirkung verschiedener chemischer Agentien, wie Chlormagnesium, CO_2, Spermaextrakt u. m. a. zur normalen, ziemlich weitgehenden Entwickelung angeregt werden können. Man würde auf Grund dieser Erfahrungen geneigt sein, einer rein chemischen Beeinflussung des Eies durch das Spermatozoon zu huldigen; es ist aber andererseits durch-

aus nicht angängig, die morphologischen Erscheinungen der Befruchtung, die ja in einer so auffälligen Constanz auftreten, einfach für zufällig oder nebensächlich zu erklären und sie unberücksichtigt zu lassen. Es ist somit bis jetzt durchaus unklar, in welcher Weise man die morphologischen Tatsachen der Befruchtung mit den Erfahrungen der künstlichen Parthenogenese in Beziehung bringen kann und worin man die Bedeutung und Notwendigkeit der ins feinste geregelten Vorgänge der Befruchtung zu suchen hat.

Bei der Mehrzahl der Tiere ist der erste Vor-

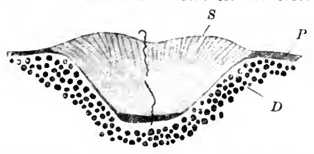


Abb. 13.
Empfängniskegel des Rhynchelmiseies (Annelid) beim Eindringen des Spermiums. D = Dotterplättchen; p = Plasmaüberzug; S = Spermium (nach Veydowsky u. Mraček).

gang der Befruchtung — das Eindringen der Spermatozoen — zugleich das Signal für die Reifungsvorgänge des Eies — die Ausstossung der Richtungskörper. Einzelne Organismen, wie z. B. die Seeigel, machen darin eine Ausnahme insofern, als die Ausstossung der Richtungskörper vor der Eiablage, somit auch vor Eintritt des Spermatozoons erfolgt. Inwiefern der durch das eindringende Sperma ausgeübte Reiz als veranlassendes Moment zur Ausstossung der Richtungskörper aufzufassen ist, bleibt bis jetzt dahingestellt, wenn auch der causale Connex an sich sehr wahrscheinlich ist.

Die überwiegende Mehrzahl der Eier, sowohl Wirbelloser als Wirbeltiere, besitzt spezielle Schutz-

vorrichtungen gegen das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon. In vielen Fällen handelt es sich um eine resistente praeformierte Eimembran mit einer engen Mikropyle, welche nur ein Spermium durchlässt und von den nachfolgenden verstopft wird (z. B. bei den Teleostei), in zahlreichen anderen Fällen finden wir dagegen, dass sofort nach dem Eindringen des ersten Spermiums von der Eizelle eine eigentümliche Membran ausgeschieden wird, welche den anderen Spermatozoen den Zutritt verwehrt. Von grosser Bedeutung ist nun die Tatsache, dass künstlich (z. B. durch Kälte, Narkose usw.) oder natürlich abgeschwächte Eier gegen das Eindringen überschüssiger Spermien mehr oder weniger wehrlos sind, was in der Regel zu abnormen, mehrpoligen Mitosen und weiteren Entwickelungsanomalien führt. Dringen dagegen überzählige Spermatozoen in kräftige, frische Eier ein, so verfallen sie in der Regel einer ziemlich schnellen Degeneration. Nur die Eier der Selachier und der Reptilien bilden eine merkwürdige Ausnahme, indem sie der Polyspermie gegenüber wehrlos sind und das Eindringen mehrerer Spermatozoen in dieselben ein rein physiologischer Vorgang zu sein scheint. Es wird aber auch in diesen Fällen die allgemeine Regel aufrechterhalten, nach welcher nur e i n Spermium mit dem Eikern kopuliert; die übrigen Spermien verweilen zuweilen längere Zeit im Eiplasma, es kommt sogar zu wiederholten Teilungen derselben, welche aber stets den endlichen Untergang der gebildeten Kerne zum Abschluss haben.

Das Verhalten des Eies während des Eindringens der Spermatozoen ist meistens rein passiv. Viele Eiarten beteiligen sich dagegen an dem Vorgange in einer mehr aktiven Weise, indem sogenannte Empfängnishügel dem Spermium entgegengesandt werden und tiefe Plasmakegel das eingedrungene Spermium in die Tiefe des zuweilen dotter-

reichen Plasmas in die Nähe des Kernes führen (Abb. 13).

Der Ausstossung des Richtungskörpers geht selbstverständlich die Bildung der Spindel aus dem Keimbläschen mit all ihren Eigentümlichkeiten voraus. Zu den bereits besprochenen Eigenschaften der Chromatinbildung (Vierergruppen usw.) wird bei vielen Species noch eine eigentümliche Abweichung

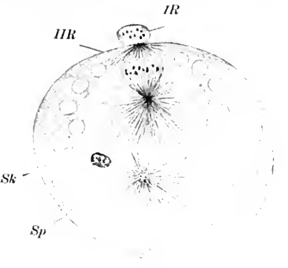


Abb. 14.

Ei einer Schnecke (Physa fontinalis). Ausstossung des zweiten Richtungskörpers. Vordringen des Spermatozoon. Das aus zwei Centriolen bestehende Spermocentrum (Sp) geht von mächtiger Strahlung umgeben, dem Spermakern (Sk) voran. I R = erster Richtungskörper; II R = Spindel des zweiten Richtungskörpers (nach Kostanecki u. Werjecki).

der achromatischen Figur von dem sonst üblichen Typus beigesellt; es entbehrt nämlich die Richtungsspindel häufig jedes Polkörperchens (Centrosoms), stellt sich vielmehr als ein an den Polen abgestutztes Gebilde, etwa tonnenförmig dar; ein klassisches Beispiel dieser Art sind die Richtungsspindeln der Ascaris (Tafel 3). Es werden aber ähnliche Verhältnisse auch von verschiedenen Wirbellosen und auch Wir-

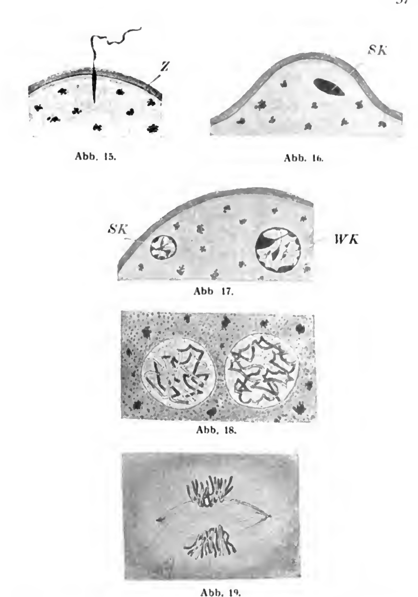


Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 19.

Abb. 15—19. Fünf Stadien des Befruchtungsvorganges der Maus. (Kleine Ausschnitte aus den Eiern). Im Eiplasma verstreut Pigmentschollen. SK = Spermakern; WK = Weiblicher Kern; Z = Zona pellucida (nach Sobotta).

beltieren (Amphibien, Säugern) geschildert, denen gegenüber allerdings ebenso sicher, ziemlich zahlreiche Fälle ganz typischer, mit Zentralkörpern und Polstrahlungen versehener Richtungsspindeln (Mollusken, Echinodermen) gegenüberstehen (Abb. 14). Die Richtungsspindel rückt an die Eioberfläche, stellt sich senkrecht zur selben und es erfolgt eine typische, aber höchst inaequale Kern- und Zellteilung, welche zwei Tochterzellen mit so riesigen Grössenunterschieden, wie Ei und Richtungskörper, liefert. Der ersten Teilung schliesst sich unter ähnlichen Verhältnissen ohne Ruhestadium die zweite Teilung, resp. Ausstossung des II. Richtungskörpers an. Der nunmehr reduzierte, reife Eikern rückt nun in die Tiefe der Eizelle, wo er in der Regel von dem bereits tief eingedrungenen Spermium gewissermassen erwartet wird. Die dem Eikern verbliebenen Chromosomen rekonstruieren sich mittlerweile zu einem typischen, ruhenden Kern, in dem man zuweilen noch eine Zeitlang die ursprünglichen Komponenten unterscheiden kann (Taf. 4).

Das Eindringen der Spermatozoen ist in der Mehrzahl der Eier an keine bestimmten Bezirke der Oberfläche gebunden, obwohl in den meroblastischen Eiern vorwiegend das eigentliche Keimfeld gewählt wird, resp. die im Dotter sich verlierenden Spermatozoen zugrunde gehen.

Die Bahn des Spermatozoons innerhalb des Eies besitzt in der Regel einige mehr weniger typische Eigentümlichkeiten, welche sich entweder durch Beobachtung am Lebenden (Echinodermen) oder durch Verfolgung einer eigentümlichen, von dem Spermium mitgeschleppten Pigmentstrasse (Frosch) erkennen lassen.

Das Vordringen des Spermiums in das Ei ist von ununterbrochenem Wechsel seiner Form und Beschaffenheit seiner Einzelteile begleitet. Es dringen in der Regel in das Ei nur der Kopf und das Mittel-

stück des Spermiums ein. Der Schwanz wird abgeworfen oder im Falle des Eindringens im Eiplasma resorbiert. Es sind jedenfalls Faktoren ganz anderer Art, als wie bisher, welche für die Vorwärtsbewegung des Spermiums innerhalb des Eies sorgen. Nachdem der Kopf, häufig vermittelst seines Perforatoriums, sich den Weg in das Eiinnere mit dem Kopfe voran gebahnt hat, beginnt eine Drehung der eingedrungenen Gebilde um etwa 180°, bis schliesslich das Halsstück nach vorne, der Kopf nach hinten gerichtet erscheint. Es finden nun eigentümliche Umwandlungen innerhalb des Spermiums statt, die nur zum Teil aufgeklärt sind. In einigen Objekten (Echinodermen, Mollusken) lässt sich mit aller Bestimmtheit der Nachweis erbringen, dass, nachdem Kopf und Mittelstück (richtiger Halsstück) sich voneinander getrennt haben, innerhalb des letzteren sich das Centrosoma des Spermiums deutlich wahrnehmbar macht und zum Ausgangspunkt einer schönen Strahlung wird. In anderen Objekten, namentlich bei Ascaris, wo die sonstigen Verhältnisse so klar und übersichtlich liegen, lässt sich ein Centrosoma im Spermium nicht nachweisen. Aus der eigentümlichen Umhüllung des kompakten, körnchenartigen Spermakernes entsteht hier eine eigentümliche, unregelmässig strahlige Figur, welche den Kern bis in weitere Entwickelungsstadien begleitet. Nachdem der Spermakern dieser Hülle sich entledigt, werden die weiteren Schicksale der letzteren unklar, ebenso wie das erste Auftreten des Centrosomas, welches von einer eigentümlichen Plasmaanhäufung (Archoplasma-Boveri) umgeben erscheint. Für eine ganze Anzahl anderer Objekte ist jedoch mit mehr oder weniger Sicherheit der Nachweis erbracht worden, dass die im Ei sichtbar werdende Strahlung von einem mit dem Spermium (aus dem Halsstück desselben) eindringenden Centrosoma herrührt. Indem das Spermazentrum mit der Strahlung dem

Spermakern voran in das Eiinnere vordringt, gehen innerhalb des letzteren eigentümliche Umwandlungen der Residuen der Richtungsspindel vor sich, welche in einer vollständigen Wiederherstellung eines typischen, bläschenförmigen Kernes gipfeln, an welchem keinerlei morphologische Unterschiede im Vergleich zum Eikern nachgewiesen werden können. Indem nun beide Geschlechtskerne das Zentrum der Eizelle einnehmen und sich völlig symmetrisch zur Spindel stellen, beginnt der letzte Akt der Befruchtung: innerhalb der Kerne bilden sich typische Chromosomen aus, die Kernmembran löst sich auf und das gesamte Chromatinmaterial wird zu einer gemeinsamen chromatischen Figur, der Furchungsspindel, angeordnet. Die Befruchtung ist vollendet und es beginnt die zweite Etappe der Entwickelung — die erste Furchungsteilung des Eies.

Kapitel II.

Furchung und Keimblätterbildung.

Furchung.

Das unmittelbare Ergebnis der vollzogenen Befruchtung ist die Entstehung eines entwickelungsfähigen Eies, welches in seinen Chromatinverhältnissen, resp. Chromosomenzahl den typischen Verhältnissen der somatischen Zellen der gegebenen Species entspricht und in dem in der Regel mit dem Sperma eingedrungenen Centrosoma das Teilungsorgan besitzt. Es beginnt nun die wiederholte Teilung der Eizelle, welche als Furchung benannt, den ersten, ziemlich scharf abgesetzten, bedeutungsvollen Abschnitt der embryonalen Entwickelung bildet. Als Hauptcharakteristika der Furchung können folgende Eigentümlichkeiten des Zellteilungsvorganges angesehen werden.

1. Die Tochterzellen erreichen nie die Grösse der Mutterzelle, zeigen überhaupt keine Volumzunahme nach der Teilung. Wenn wir somit mehrere Generationen von Furchungszellen gegenüberstellen, so sehen wir, dass das Volumen der jüngeren kontinuierlich, und zwar, stets aequale Teilung vorausgesetzt, um die Hälfte abnimmt. Es folgt daraus selbstverständlich, dass auch das Gesamtvolumen des durch Furchung entstehenden Zellhaufens nicht zunimmt, dass somit der abgefurchte Keim ein in zahlreiche Einzelelemente zerlegtes, aber sonst unverändertes Ei ist.

Tab. 5.

Fig. 1—5. Furchungsstudien des Forelleneies (Trutta fario). Die in Fig. 1 u. 2 (Taf. 2) dargestellten Keime sind von der Dotterkugel abgehoben und in vertikale Schnitte zerlegt.

Fig. 1. Erste Furchungsspindel.

Fig. 2. Einige vertikale und eine horizontale Furche. In zwei Zellen Strahlungen sichtbar. Zwischen zwei Zellen eine durch Schrumpfung entstandene Lücke aufgetreten.

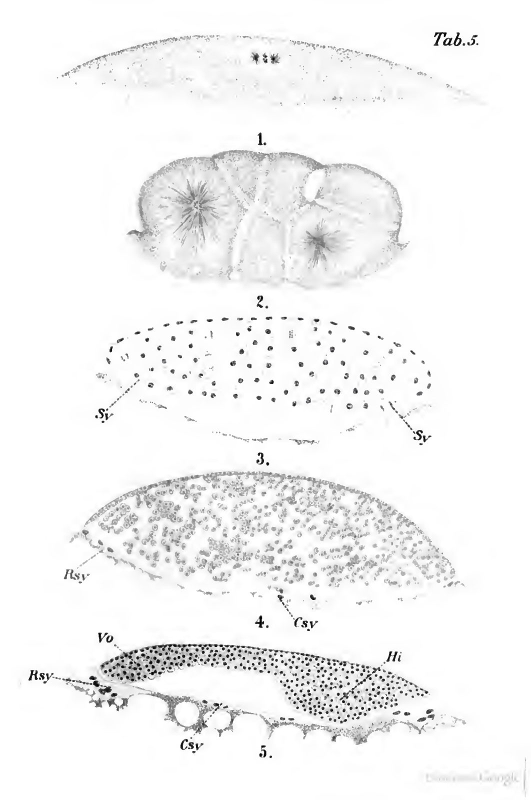
Fig. 3. Morula. Die oberflächlichste Zellschicht abgeflacht (spätere Deckschicht). An den Rändern des Keimes verbleibt ein Teil des Plasma dauernd in Verbindung mit dem Dotter (Bildung des Syncytiums). Rechts in der Figur, innerhalb der Syncytialmasse, eine Teilungsfigur (Entstehung der Syncytialkerne). Sy = Syncytium.

Fig. 4. Morula. Aelteres Stadium, ausgebildetes Syncytium.

Fig. 5. Blastula mit erster Andeutung des zukünftigen Embryonalbezirkes (rechts). Fig. 4 u. 5 Csy = centrales Syncytium, Rsy = Randsyncytium.

---

2. Bestimmte formbildende Prozesse sind während der eigentlichen Furchung nicht wahrzunehmen; es kann der Keim entweder die ursprüngliche Form des Eies als ganzes behalten oder zerfällt in einen der Form nach wenig bestimmten Zellhaufen. Es darf jedoch aus letzterer Konstatierung durchaus nicht gefolgert werden, dass das Wesen des Furchungsvorganges eine einfache Zerteilung des Eies in eine Anzahl indifferenter Elemente ist, welche erst nach Abschluss der Furchung in bestimmter zweckmässiger Weise geordnet werden. Wenn formbildende Prozesse während der Furchung auch nicht wahrgenommen werden können, so werden sie nichtdestoweniger dabei in ihrem weiteren Ablaufe in eindeutiger und völlig planmässiger Weise definiert und fixiert, wie sowohl experimentelle Untersuchungen als auch der Ablauf der normalen Entwickelung mit Bestimmtheit ergeben. Es ist auch dementsprechend der Ablauf der Furchung ein für jede Eispecies mit wenig Ausnahmen in allen Einzelheiten vollständig geregelter und typisch ablaufender Vorgang.


1.
2.
Sv
Sv
3.
Rsy
Csy
4.
Vo
Hi
Rsy
Csy
5.

Es wurden vielfach Versuche gemacht, durch Vergleich verschiedener Furchungstypen zu allgemein geltenden Furchungsgesetzen zu gelangen, was allerdings nur bis zu einem geringen Grade gelungen ist. Als im weiteren Umfange geltende Regeln können folgende Gesetzmässigkeiten gelten: 1. Die aufeinanderfolgenden Furchen pflegen sich rechtwinklig zu schneiden; 2. mit Ausnahme der ersten zwei Furchen, welche das Ei in der Regel symmetrisch zerlegen, somit durch einen Pol oder das Zentrum des Keimes gehen, weisen die weiteren Furchen eine sogenannte Polflucht auf; 3. die Spindel für die nächstfolgende Furchung pflegt sich in der Regel in der grössten Ausdehnung der Plasmamasse einzustellen (O. Hertwig); 4. ist die Verteilung des Dotters innerhalb der Eizelle eine ungleichmässige, so ist das Furchungstempo innerhalb der dotterreichen Abschnitte ein langsames, die mit Dotter beladenen Zellen demnach besonders voluminös, der Furchungstypus infolgedessen inaequal. Wird nun, wie in den dotterreichen Eiern der Sauropsiden, Selachier und Knochenfische, das Protoplasma aus dem grössten Teile der Eikugel völlig verdrängt, so bleibt in den entsprechenden Abschnitten auch jede Furchung aus — wir sprechen nun von partieller Furchung.

Die eben aufgezählten Furchungsregeln erleiden vielfache, ihrem Wesen nach völlig unverständliche Ausnahmen; man soll sich vor allem hüten, den in 4. aufgestellten Satz umzukehren und die Annahme machen, dass bei gleichem Dottergehalt des Eies resp. seiner Einzelabschnitte auch die Furchungsschritte stets zwei gleich grosse Furchungszellen ergeben. Wenn dieses für viele Fälle, z. B. für Säugereier völlig oder annähernd zutrifft, so werden nun andererseits Furchungstypen bekannt, welche von dieser Regel vollständig abweichen: so treten z. B. in den völlig isolecitalen Eiern der Echinodermen, beim

Uebergang aus dem Achtzellenstadium, typische, asymmetrische Teilungen auf, welche zur Entstehung sogenannter Makro- und Mikromeren führen. Auch die Hertwig'sche Regel erleidet manche sehr eigentümliche Ausnahmen: das isolecitale Ascarisei zerfällt in zwei völlig identisch aussehende Zellen, deren weitere Furchungsebenen sich jedoch, ohne jeden morphologisch ersichtlichen Grund, rechtwinkelig schneiden (vgl. Taf. 4, Fig. 9). Das Ergebnis dieser Furchung ist die Entstehung einer T-Figur, welche jedoch nur vorübergehend ist und sich alsbald in die typische Rautenform verwandelt. Es lässt sich somit vorderhand eine aus der sichtbaren Struktur und Beschaffenheit der Eizelle mit Notwendigkeit ableitbare Gesetzmässigkeit des Furchungsprozesses nicht auffinden, es sind aber gerade die letzterwähnten Fälle von Furchungsvorgängen bei Echinodermen, Ascaris und zahlreiche analoge, welche unwillkürlich den Gedanken aufkommen lassen, dass dem eigentümlich gesetzmässigen und komplizierten Furchungsmodus eine tiefere Bedeutung für die spätere Embryonalbildung zugrunde liegt, dass, mit anderen Worten, die Furchung bereits ein wichtiger formbildender Prozess ist.

Diese Vorstellung wird des weiteren noch durch die Tatsache bekräftigt, dass, wie namentlich durch genauere Untersuchungen an verschiedenen Wirbelloseneiern gezeigt werden konnte, jede Organanlage bis auf bestimmte typische Furchungszellen zurückverfolgt werden kann, oder, mit anderen Worten, jeder Furchungszelle eine ganz bestimmte fest umschriebene „prospektive Bedeutung" vindiziert werden muss. Es wäre demnach bei normalem Fortgange des Furchungsvorganges letzterer einer Mosaikarbeit vergleichbar, welche auf dem ungefurchten Keimmaterial der Eizelle scharf definierte keimbildende Bezirke markiert.

Diese Vorstellungen über das Wesen des Furch-

ungsprozesses, welche eine Zeitlang fast ungeteilten Anklang fanden, besitzen allerdings innerhalb der Klasse der Wirbeltiere nur wenig schwerwiegende Stützen. Es ist die Gesetzmässigkeit des Furchungsablaufes innerhalb der letzteren eine viel weniger feste, oder jedenfalls weniger übersichtliche, als bei Wirbellosen; auch sind experimentelle Eingriffe in die Entwickelung nur in spärlichen Fällen ausführbar. Als einzige einigermassen gesicherte Tatsache kann nur die nachgewiesene Uebereinstimmung der ersten Furche des Froscheies mit der Medianebene des späteren Embryo gelten, obwohl auch hier Ausnahmen vorzukommen scheinen. Es wurde weiterhin versucht, die eine Hälfte des Froscheies mittels einer glühenden Nadel abzutöten und damit der scheinbare Beweis erbracht, dass aus der am Leben gebliebenen Hälfte nur ein linker oder rechter Halbembryo entsteht. Spätere Forschungen haben jedoch diese Schlussfolgerungen wesentlich modifiziert.

Es wurde nun von zahlreichen Forschern an verschiedenen Eiarten der Weg des Experimentes eingeschlagen, welcher darin bestand, einzelne Furchungszellen zu isolieren und ihre Weiterentwickelung zu studieren. Sollte aus ihnen eine der typischen Leistung im normalen Verbande entsprechende Partialbildung entstehen, so wäre die Vorstellung von der Mosaikarbeit der Furchung bewiesen; würde dagegen die Entwickelung des isolierten Eiteiles neue Wege einschlagen, so dürfte der obenerwähnte Satz nicht mehr aufrechterhalten werden.

Die sich vielfach widersprechenden Versuchsergebnisse an verschiedenen Objekten führen nun zu folgenden Schlussfolgerungen: Reine Partialbildung, d. i. Entwickelung eines Halben-, Viertel-Embryo usw. kommt nur vereinzelt vor, da eine eigentümliche Regeneration oder Postgeneration das Fehlende in kurzer Zeit wieder ersetzt. Es lassen sich dagegen

bei vielen Eiarten (Amphioxus, Echinodermen, Triton usw.) aus einzelnen isolierten Blastomeren (bis $^1/_{16}$ des Eies) kleine, aber typisch gestaltete Ganzlarven erzeugen, wodurch der unwiderlegliche Nachweis erbracht zu sein scheint, dass die Furchungszellen von Haus aus durchaus nicht mit beschränkten, qualitativ verschiedenen Potenzen, nach Art von Mosaikverteilung ausgerüstet sind, sondern vielmehr durch ihre Beziehungen zum Ganzen im normalen Keimverbande in ihren Leistungen reguliert und beschränkt werden; beim Wegfall letzterer Momente dagegen sich als mit der ganzen Eizelle bis zum bestimmten Grade gleichwertig erweisen. Es muss demnach unsere Vorstellung über das Wesen des Furchungsvorganges in dem Sinne gestaltet werden, dass der sich furchende Keim stets als ein einheitliches Ganzes, ein harmonisches System zu betrachten ist, die Leistungen der Einzelteile desselben, der Furchungszellen, nicht durch spezielle ihnen zugeteilte und innewohnende erbliche Anlagen, sondern nur durch die räumlichen Beziehungen zu den Axen des Ganzen bestimmt werden. Läuft die Furchung und Entwickelung völlig normal und ungestört ab, so hat jede Furchungszelle ihre bestimmte prospektive Bedeutung, die jedoch bei jeder Störung ihrer Beziehungen zum Ganzen entsprechend modifiziert werden kann.*)

Es geht bereits aus der vorhergegangenen Darstellung hervor, dass wir als zwei Haupttypen der Furchung die totale und partielle unterscheiden müssen, bei welch' letzterer der Dotter, welcher eine unbedeutende Menge oder gar kein Protoplasma besitzt, ganz ungefurcht bleibt; die verschiedenen Eiarten werden demgemäss als holoblastische und

*) Die prospective „Potenz" einer Blastomere übertrifft somit in der Regel ihre prospektive „Bedeutung". (Driesch).

m e r o b l a s t i s c h e unterschieden. Die zwei Hauptklassen lassen ihrerseits weitere Unterschiede erkennen, indem wir bei totaler Furchung einen aequalen, adaequalen und inaequalen Typus unterscheiden, in der partiellen Furchung wiederum den discoidalen und den superfiziellen Modus auseinanderhalten können. Ersterer allein kommt bei der Entwickelung der Wirbeltiere in Betracht, letzterer dagegen bei zahlreichen Wirbellosen, namentlich Arthropoden. Obwohl das Zustandekommen der verschiedenen Typen im allgemeinen von dem Reichtum und Verteilung des Dotters abhängig ist, kommen namentlich bei totaler Furchung eigentümliche, bis jetzt nicht aufgeklärte Abweichungen zustande. Die Furchungstypen verschiedener Wirbeltiere sind auf folgender Tabelle übersichtlich zusammengestellt:

T o t a l e F u r c h u n g:

a. Amphioxus,
b. Cyclostomen,
c. Ganoiden,
d. Amphibien,
e. Säuger,

darunter e. = aequaler, a. = adaequaler, b., c., d. = inaequaler Typus.

P a r t i e l l e F u r c h u n g:

a. Selachier,
b. Teleostier,
c. Reptilien, } Sauropsiden.
d. Vögel }

Zur besseren Orientierung über den Verlauf der verschiedenen Furchungstypen wurden folgende allgemeine Bezeichnungen eingeführt: die plasmareiche Hälfte des Eies wird als animale Hemisphäre, die dotterreiche als vegetative Hemisphäre unterschieden, die zentralen Punkte ihrer Oberflächen als entsprechende Pole bezeichnet. Abgesehen von dem

Dottergehalt dient in vielen Eiarten, z. B. bei Amphibien, der verschiedene Pigmentgehalt zur weiteren Unterscheidung. Entsprechend der Unterscheidung zweier ausgezeichneter Punkte als Eipole werden die

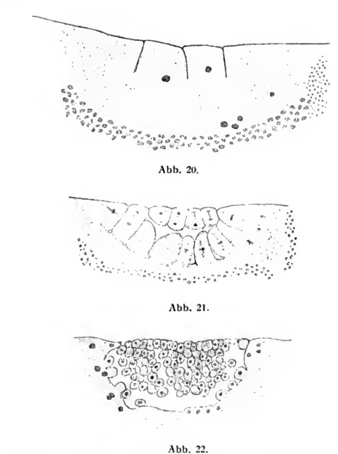


Abb. 20.

Abb. 21.

Abb. 22.

Abb. 20—22. Drei Furchungsstadien eines Selachiereies (nach Rückert).

Furchen als meridionale, vertikale, aequatoriale, latitudinale und tangentiale unterschieden.

Die ersten zwei Furchen sind in allen Furchungstypen, sowohl aequalen als partiellen, fast ausnahms-

los meridional und schneiden sich unter rechtem Winkel. Inwiefern denselben eine massgebende Bedeutung für die Orientierung des Keimes zukommt, bleibt vorläufig dahingestellt, ebenso wie die Frage, durch welche Momente die Einstellung der Furchungsspindel, somit die Richtung der ersten Furchen bestimmt wird. Es scheint nur für das Froschei der Nachweis erbracht zu sein, dass die erste Furchungsebene durch die Bahn der Spermatozoen innerhalb des Eies bestimmt wird und ihrerseits die spätere Medianebene des Embryo bestimmt. Die ersten zwei Furchen des holoblastischen Typus zerlegen somit

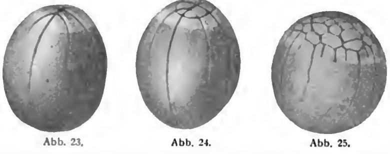


Abb. 23. Abb. 24. Abb. 25.

Drei Furchungsstadien von Lepidosteus osseus (Knochenganoid) — Uebergangstypus zwischen holoblastischem und meroblastischem Furchungsmodus (nach Eycleshymer).

das Ei in vier identisch aussehende Zellen, welche bei inaequaler Teilung in ihren oberen Hälften dotterarm, in ihren unteren dotterreich sind. Die nun auftretende horizontale Furche ist für den weiteren Verlauf des Furchungsvorganges insofern von ausschlaggebender Bedeutung, als durch die Lage derselben der aequale, subaequale oder inaequale Typus bestimmt werden.

Die Ebenen der weiteren Furchen werden in ihrer Lage immer mehr variabel, sodass höchstens allgemeine Grundzüge des Furchungsverlaufes angegeben werden können. Es machen sich Gegensätze zwischen den kleineren und grösseren

Tab. 6.

Fig. 1—4 Froscheier. Fig. 1. Durchschneiden der ersten Furche auf der vegetativen (weissen) Hemisphäre. Die Ränder der Furche sind mit kleinen Runzeln besetzt, welche die sogenannte Corona radiata bilden. (Das Ei ist mit seiner vegetativen [unteren, weissen] Hemisphäre nach oben gedreht.)

Fig. 2. Schwarze (animale) Hemisphäre in vier Zellen zerlegt. Die Zerlegung der vegetativen Hemisphäre ist noch unvollständig (in der Regel etwas weiter als hier fortgeschritten).

Fig. 3. Vertikalschnitt durch das Stadium der Fig. 1. Die vom animalen Pol in das Eiinnere vordringende stark pigmentierte erste Furche ist nur noch bis zum Eizentrum vorgedrungen und steht im Begriff, die schwindende erste Furchungsspindel zu halbieren. Letztere ist durch die Pigmenteinhüllung erkennbar, die Aufhellung im Pigmenthofe rechts ist der Tochterkern (K).

Fig. 4. Vertikalschnitt durch eine Morula.

Furchungszellen (Mikro- und Makromeren) immer mehr geltend, indem die Furchung in der animalen Hälfte in ihrem Tempo derjenigen der vegetativen um Vieles voraus eilt. Bei sehr dotterreichen Eiern

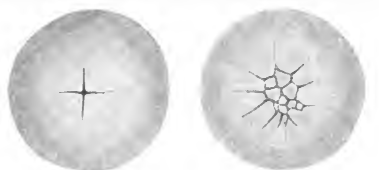
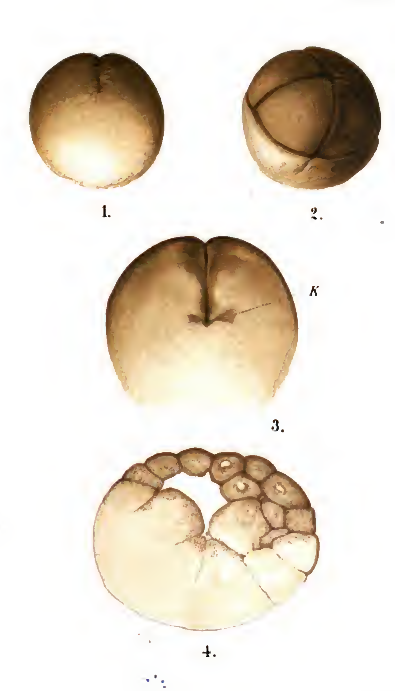


Abb. 26. Abb. 27.
Zwei Furchungsstadien des Hühnereies (nach Koelliker).

mancher Ganoiden und Amphibien läuft die Abfurchung der vegetativen Hälfte im besonders langsamen und trägen Tempo ab: es werden zuweilen Furchen angedeutet, ohne vollständig durchzuschneiden, was schliesslich zum Uebergange zu einem partiellen, meroblastischen Typus führt (Abb. 23—25).


1.
2.
K
3.
4.

Das unmittelbare Ergebnis des Einschneidens einer Furche ist sehr verschieden, je nach der Grösse und Dotterreichtum des Eies. Die abgefurchten Zellen — Blastomeren — der kleinen dotterarmen Eier besitzen eine ausgesprochene Abrundungstendenz — es entsteht ein Haufen kugeliger, gegeneinander leicht abgeplatteter Zellen, welche dem Keime das Aussehen einer Maulbeere — Morula — verleiht (Abb. 29 bis 32). Der Furchungsvorgang der mit Dotter schwer beladenen Eier der Ganoiden, Amphibien usw. hat dagegen keinen unmittelbaren Einfluss auf die Gesamtform des Eies, indem die Blastomeren mit ihren ganzen Flächen einander vollständig anliegen und die Furchen sich nur als feine, linienförmige Einkerbungen der Oberfläche geltend machen. Es treten aber im weiteren Verlaufe der Furchung auch in letzteren Fällen Erscheinungen des Auseinanderweichens und Abrundung der inneren Flächen der Furchungszellen hervor, wodurch innerhalb der Morula eine zunächst aus unregelmässigen Spalten bestehende, dann immer schärfer abgegrenzte, einheitliche Höhle entsteht (Taf. 6, Fig. 1); diese Höhle bildet gewissermassen die Veranlassung zum ersten formbildenden Prozess, indem Hand in Hand mit der Ausdehnung derselben die Furchungszellen sich in regelmässige Schichten anordnen müssen, eine

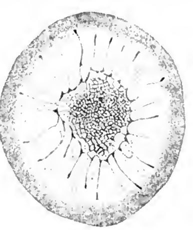


Abb. 28.

Abgefurchter Keim einer Blindschleiche (Anguis fragilis). Das zentrale aus kleinen Furchungszellen bestehende Feld ist von radiären in die einheitliche Plasmamasse einschneidenden Furchen umgeben (nach Nicolas).

kontinuierliche Wandung für die Höhle bilden und schliesslich in echten epithelialen Verband zueinander treten, wodurch ein blasenartiges Stadium des Keimes, eine Blastula mit einer Blastulahöhle gegeben ist.

Der discoidale Furchungstypus der meroblastischen Eier, welcher allein uns hier zu beschäftigen hat, weist viele, nicht unbedeutende Verschiedenheiten je nach der Tierklasse auf. Es sind vor allem folgende Momente zu beachten: Die Eier der Knochenfische zeigen meistens eine vollstän-

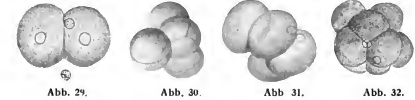


Abb. 29. Abb. 30. Abb. 31. Abb. 32.

Vier Furchungsstadien des Schafeies (nach Asheton aus R. Hertwig).

dig scharfe Sonderung von Dotter und Protoplasma, die ersten Furchungsstadien weisen demnach scharf abgesetzte Konturen der einzelnen Zellen und keinen unmittelbaren Zusammenhang mit den Dotterelementen auf. Die eigentliche Keimscheibe der Sauropsiden ist dagegen mit Dotterelementen so dicht durchsetzt, dass die frühen Furchungsstadien eine nur sehr unvollständige Individualisierung der einzelnen Blastomeren zur Folge haben. Die Eier der Selachier nehmen in dieser Hinsicht eine Mittelstellung ein, die Verhältnisse weisen jedoch hier in anderer Hinsicht Eigentümlichkeiten auf, welche mit der physiologisch auftretenden Polyspermie zusammenhängen. Letztere Erscheinung ist allerdings nur so zu verstehen, dass mehrere Spermatozoen in das Ei resp. in die Keimscheibe eindringen und eine Zeitlang sich daselbst vermehren und sogar eine unregelmässige Zerklüftung des Protoplasmas

erzeugen können. Es kommt aber auch bei Selachiern wie bei allen übrigen Tieren nur ein einziges Spermium zur Kopulation mit dem Eikern.

In bezug auf die ersten zwei Furchen finden wir bei allen meroblastischen Eiern eine vollständige Uebereinstimmung unter sich und mit den Eiern des holoblastischen Typus, indem auch hier eine aus zwei Meridionalfurchen bestehende Kreuzfigur zuerst in Erscheinung tritt (Abb. 26, 27).

An den Rändern der Keimscheibe, bei ihrem Uebergange in den Dotter, laufen die Furchen zuweilen ohne scharfe Grenze ganz allmählich ab. Es folgen nun in den meisten Fällen weitere vertikale Furchen, welche beiderseits von den Meridionalfurchen denselben parallel einschneiden (Taf. 2, Fig. 2).

Im weiteren Verlaufe der Furchung machen sich zwischen den beiden Hauptkategorien der meroblastischen Eier — den Fischeiern einerseits und den Sauropsiden andererseits insofern bedeutende Divergenzen geltend, als bei ersteren die ganze Peripherie der Keimscheibe durch entsprechende Furchen vom Dotter abgesetzt wird, bei letzteren dagegen die radialen Furchen weit in die peripheren Abschnitte der Keimscheibe einschneiden, durch nicht meriodional verlaufende vertikale Furchen dagegen nur ein kleines zentrales Feld von allseits abgegrenzten Blastomeren gebildet wird (Abb. 28).

Ungleich komplizierter als die Aussenbilder und zum Teil nur wenig aufgeklärt sind die Vorgänge, welche den Aequatorial- und Latitudinalfurchen der holoblastischen Eier entsprechend eine Abgrenzung des Keimes gegen die Unterlage, resp. den Dotter herbeiführen sollen. Eine durchgehende Aequatorial- oder richtiger Latitudinalfurche existiert in den meroblastischen Eiern sicher nicht. Indem jedoch, namentlich in den parazentralen Partien der Keimscheibe auf späteren Furchungsstadien sich

einzelne Furchungsspindeln vertikal einstellen, werden dadurch die gegen den animalen Pol zu gelegenen Tochterzellen sich von der Unterlage völlig abschnüren, die tieferen kernhaltigen Plasmaterritorien dagegen mit der Dotterunterlage verbunden bleiben (Taf. 5, Fig. 3). Bei vielen Fischen lösen sich dagegen die durch Vertikalfurchen von den Seiten scharf umgrenzten Blastomeren der zentralen Abschnitte der Keimscheibe, welche der Unterlage wie Knospen aufsassen, von derselben vollständig ab. Stets bewirken aber die peripheren Vertikalfurchen gleichzeitig mit Abschneidung der zentralen Partien als Blastomeren, das Bestehenbleiben eines Ringwulstes des Protoplasmas, welches mit dem Dotter kontinuierlich zusammenhängt und das „Periblast“ bildet (Taf. 5, Fig. 2—5).

Durch all diese Vorgänge kommt es somit bei den meroblastischen Eiern zur Ausbildung einer Protoplasmaschicht, welche zahlreiche Kerne enthaltend, keine Sonderung in Einzelzellen aufweist und daher am besten den Namen des Dottersyncytiums, die Kerne — denjenigen der Dotterkerne (Merocyten) verdienen. Im Laufe der weiteren Furchungsstadien macht sich in der Regel eine bestimmte Lokalisation des Syncytiums unterhalb des Zentrums der Keimscheibe (zentrales Syncytium) und am Rande derselben (Randsyncytium) geltend, wobei ersteres nur bei Teleostiern und Selachiern zur grösseren Ausbildung gelangt.

Die Bedeutung, Funktion und weitere Schicksale des Dottersyncytiums bilden Gegenstand vieler Kontroversen. Es ist zunächst noch strittig, inwieweit durch nachträgliche Abfurchung einzelner Plasmaterritorien desselben mit den hinzugehörigen Kernen ein Nachschub echter Furchungszellen für den Keim, namentlich für das Entoderm desselben, stattfindet, wie es vielfach, namentlich für Selachierkeime angenommen wird. Die Tragweite dieses

Vorganges kann jedenfalls nicht allzu bedeutend sein. Von grösserer Bedeutung für die Wachstumsvorgänge des Keimes scheint dagegen die Beteiligung des Syncytiums für Resorption und Assimilierung des Dotters zu sein, was auf Grund mancher Tatsachen, wie langer Verästelungen des Protoplasmas zwischen den Dotterelementen, Verflüssigung der Dotterelemente in der Nähe der Kerne usw. angenommen wird. Inwiefern schliesslich die Elemente des Dottersyncytiums für Blutbildung in Betracht kommen, kann erst später erläutert werden. Die Dotterkerne zeigen in den ersten Stadien ihrer Bildung eine sehr rege, wenn auch meistens unregelmässige Vermehrung, sowohl auf mitotischem wie amitotischem Wege — es machen sich aber schliesslich in diesem „Dotterorgan" Degenerationserscheinungen geltend, welche namentlich an den Kernen bemerkbar werden.

Eine Sonderstellung in bezug auf Dotterkerne nehmen die Selachier und wie es scheint auch die Reptilien insofern ein, als die zahlreichen überzähligen Spermatozoen, welche zunächst in die Keimscheibe eindringen, nachträglich in deren Peripherie auswandern und durch wiederholte Vermehrung einen Teil der Dotterkerne, resp. der Merocyten, bilden und zur gelegentlichen nachträglichen Abfurchung der zugehörigen Territorien des Syncytiums Veranlassung geben.

Entwicklung der Keimblätter.

Die Entstehung der Keimblätter aus dem durch Furchung gebildeten Zellmaterial gehört zu den am meisten untersuchten und trotzdem noch nicht völlig geklärten Fragen der Entwickelungsgeschichte. Es hängt dies sowohl zum Teil mit der Schwierigkeit, das Tatsächliche an den Vorgängen in einwandsfreier Weise zu erkennen, als hauptsächlich mit dem Umstande zusammen, dass speziell an diese Vorgänge sich die meisten theoretischen Voraus-

setzungen und Spekulationen anknüpften, die zuweilen geeignet waren, die objektive Schilderung des Vorganges etwas zu verdunkeln.

Das wesentliche an den zu schildernden Vorgängen lässt sich dahin präzisieren, dass bei sämtlichen Tieren, der eigentlichen Formbildung ein Stadium des Keimes vorausgeht, wo das gesamte Zellmaterial in Gestalt einzelner Zellagen oder Blätter (Keimblätter) auftritt, welche stets in typischer Zahl und gegenseitigem Verhältnis auftreten und im allgemeinen ein epitheliales Gefüge ihrer Einzelelemente aufweisen. Letzteres kann allerdings bald früher, bald später deutlich ausgeprägt werden, in Abhängigkeit davon, ob schon das Furchungsmaterial epithelartig ist oder aus einem mehr losen Zellhaufen (Mesenchym) sich erst sekundär in einen festen Verband anordnen muss. Letzterem Umstand entsprechend ist in der Regel das äussere Keimblatt — das sogenannte Ektoderm oder Ektoblast — von vornherein epithelial, das innere Blatt, das Entoderm (Entoblast) wird es erst viel später; das weiter unten zu schildernde Mesoderm wird überhaupt fast ausnahmslos als lockere Lage von Mesenchymzellen angelegt und erst durch sekundär auftretende formbildende Vorgänge in wirkliche Blätter umgewandelt. Es ist nun von grösster Wichtigkeit für unsere vergleichende Betrachtungsweise, dass die Keimblätter in ihrer allgemeinen Anlage und weiteren Schicksalen eine sehr weitgehende Homologie bei allen Wirbeltieren, und durch Vermittelung des niedersten Chordaten — des Amphioxus — auch mit einigen Wirbellosen (Tunicaten) aufweisen und wiederum manche Anknüpfungspunkte an die bleibenden Zustände der Coelenteraten gestatten. Trotz weitgehender, weiter unten zu schildernder Divergenzen in der Keimblätterbildung bei verschiedenen Tierklassen, ist vor allem die kardinale Wichtigkeit und Tragweite dieses embryonalen Zustandes darin zu erblicken, dass mit der

Anlage der Keimblätter zugleich auch das Material und die Stätten für alle späteren Organe festgelegt werden, indem bei allen Wirbeltierklassen unter allen Umständen bestimmte Organe und Gewebe ektodermal, andere ento- resp. mesodermal sind. Die Spezifizität der Keimblätter ist im allgemeinen eine sehr weitgehende und bewahrt sich mit wenigen Ausnahmen auch bei atypischen Regenerationsvorgängen. Da die prospektive Bedeutung und Verwertung der einmal gebildeten Keimblätter bei allen Wirbeltieren durchgehend gleich ist, liegt der Gedanke nahe und werden vielfach daraufgehende Versuche gemacht, auch in der Entstehung der Keimblätter voneinander, namentlich in der Abstammung des Mesoderms, eine ähnliche Homologie und Uebereinstimmung zu suchen, mit anderen Worten, den Vorgang der Keimblätterbildung bei allen Wirbeltieren nach einem Schema als sog. Gastrulation (s. u.) darzustellen. Es könnte in der Tat verwunderlich erscheinen, wenn z. B. das Mesoderm, welches im weiteren ganz typische, überall identische Organanlagen bildet, bei einem Tiere etwa aus dem Ektoderm, beim anderen aus dem Entoderm usw. entstehen sollte. Bei tieferer Betrachtung namentlich der Ergebnisse der Erforschung des Furchungsvorganges, ergibt sich jedoch, dass die sog. Abstammung eines Keimblattes von einem anderen, die vermeintlichen Homologien und Divergenzen höchst wahrscheinlich nur das äussere Nebensächliche an den Vorgängen treffen, indem für viele Eiarten (namentlich Wirbelloser) nachweisbar, für die meisten wenigstens wahrscheinlich gemacht wurde, dass bereits durch den Vorgang der Furchung eine allgemeine topographische Sonderung des Furchungsmaterials vollzogen und zuweilen schon einzelne Zellen als Urmesodermzellen usw. gegeben sind. Wenn wir somit unter Umständen Gelegenheit haben, bei einer bestimmten Spezies die Entstehung des Mesoderms als Ausstülpung des Entoderms, bei an-

deren als lokalisierte Wucherung des Ektoderms zu beobachten, so dürfen die beiden primären Keimblätter nicht etwa als respektive Muttersubstanzen des neuentstehenden Gebildes angesehen werden, sondern in beiden divergenten Fällen nur eine verschiedene topographische Lokalisation einer ihrem Wesen nach von früher her bereits definierten Keimsubstanz, etwa der Mesodermanlage, erblickt werden, welche im gegebenen Augenblicke sich aus ihrer, für ihre Schicksale und Eigenschaft indifferenten Nachbarschaft emanzipiert. Ein weiterer Grund für scheinbare Divergenzen in den Beziehungen der Keimblätter zueinander ist in dem verschiedenen Zeitpunkt des Auftretens der einzelnen Keimblätter zu suchen, worauf später noch eingegangen wird. Die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der Keimblätter kann insofern als nicht korrekt gestellt angesehen werden, als dieselben schon in dem Zeitpunkt vor dem Auftreten letzterer und zwar in einem ganz anderen, auf der Orientierung des Eies als ganzes beruhendem Wege geregelt werden.

Wir hatten im vorigen Kapitel die Entwickelung des Wirbeltiereies bis zu einem Stadium verfolgt, in welchem die Furchung als abgeschlossen angesehen werden darf, indem durch epitheliale oder epithelartige Anordnung eines Teiles des Furchungsmateriales eine wohl definierte Höhle — die Blastulahöhle — geformt und allseits von Furchungszellen (holoblastischer Typus, Abb. 35) oder zum Teil vom Dotter umschlossen wird (Taf. 5).

Wir unterscheiden an der Blastula das Blastuladach und den Blastulaboden. In dieser schematischen Form liegen die Verhältnisse beim Abschlusse der Furchung bei sämtlichen Anamniern vor. Wenn wir von ganz vereinzelten Zellen auf den entsprechenden Stadien bei Selachierembryonen absehen, so kann allgemein gesagt werden, dass bei Anamniern kein Fur-

chungsmaterial ausserhalb des Keimblätterverbandes verbleibt und das Ektoblast in voller Ausbildung bereits vorliegt, noch ehe eine Andeutung von Entoderm nachgewiesen werden kann. In ganz anderer, viel komplizierterer Weise spielen sich die Verhältnisse bei den Amnioten ab. Versuchen wir zunächst die meroblastischen Eier beider Typen auf den entsprechenden Stadien zu vergleichen, so ergibt sich für die Amnioten die bedeutungsvolle neue Tatsache, die Anwesenheit zahlreicher locker gefügter Zellen innerhalb der Furchungshöhle, unterhalb des bereits geformten ektodermalen Blattes.

Diese Zellen, welche als unmittelbares Ergebnis des Furchungsprozesses angesehen werden müssen, ordnen sich nachträglich zu einer kontinuierlichen feinen Schicht, welche an ihrer Peripherie dem Randsyncytium direkt anstösst und als Dotterentoderm bezeichnet wird; diese Verhältnisse sind sehr klar bei den Vögeln (Taf. 12, Fig. 1), weniger ausgesprochen bei den Reptilien. Wenn auch bei der definitiven Ausgestaltung des Dotterentoderms bestimmte, vom Ektoderm ausgehende Prozesse mitbeteiligt sein mögen, so kann trotzdem der Satz aufrecht erhalten werden, dass wir im Amniotenkeim keinen Zustand, kein Stadium kennen, wo, ähnlich wie bei den Anamniern, jede Spur des Entoderms fehlte und nur das Ektoderm vorliege. Dieser Zustand wird am stärksten bei den holoblastischen Eiern der Säugetiere ausgeprägt, bei welchen die eigentliche Embryonalanlage in ihrer Totalität innerhalb der Blastulahöhle verbleibt und bei ihrer nachträglichen epithelialen Umgestaltung ebenfalls unmittelbar zweiblättrig wird. Der Amniotenkeim wird somit zweiblättrig infolge eigentümlicher epithelialer Einordnung des Furchungsmaterials, ohne wesentliche Beteiligung anderer, für die Anamnier typischer „Gastrulationsvorgänge“ (vgl. u.).

Tab. 7. (Keime der Forelle)

Fig. 1. Beginn der "Gastrulation". Am hinteren Keimesende beginnt das Vorwachsen einer Zellmasse unter das Ektoblast, aus welcher sich späterhin Mesoderm und Entoderm differenzieren (Mesentoderm).

Fig. 2 u. 3. Quer- und Medianschnitt eines älteren Stadiums. An dem Medianschnitte (Fig. 3) ist die Sonderung der Keimscheibe in die eigentliche Embryonalanlage, in das dünne ausserembryonale Blastoderm und den etwas verdickteren Verwachsungsrand des letzteren erkennbar. Durch immer weiter fortschreitende Ausdehnung des ausserembryonalen Blastodermes wird allmählich die ganze Dotterkugel vom Ektoderm umwachsen. An der Embryonalanlage sind das mächtige mehrschichtige Ektoderm und das Mesentoderm zu erkennen, dessen unterste, dem Syncytium anliegende Zellschicht Andeutungen einer Differenzierung als Entoderm aufweist. In der Medianebene des Querschnittes (Fig. 2) ist im Mesoderm die erste Andeutung der axialen Differenzierung, der Chorda dorsalis, zu erkennen. Ax = Axenstrang, Ek = Ektoderm, Mse = Mesentoderm.

Der Name, welcher von Haeckel dem nun zu schildernden Vorgange der Bildung des Entodermes bei Anamniern gegeben wurde, ist insofern gerechtfertigt, als sowohl bei Amphioxus als bei holoblastischen Eiern der Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien die Entstehung des Entoderms mit der Bildung einer bald geräumigen, bald spaltförmigen „Urdarmhöhle" verbunden wird und dadurch ein Keim zustande kommt, welcher viele Anknüpfungspunkte an Coelenteraten, an Entwicklungsstufen vieler Wirbelloser bietet und deren Abstraktion als die hypothetische Urform der Metazoen von Haeckel „Gastraea" benannt wurde. Obwohl die meroblastischen Anamniereier den Gastrulationsvorgang in einer recht abgeänderten Form zeigen, lässt sich die durchgehende Analogie mit den sonst erwähnten Prozessen auch bei ihnen nicht verkennen. Das wesentliche des Gastrulationsvorganges in seiner allgemeinsten Form besteht darin, dass ein bestimmter Bezirk der Blastulawand — bald eine epitheliale Zellage, bald ein loser Zellhaufen — ins


Mse
Ek
Ax
1.
2.
3.

Innere der Blastulahöhle vordringt und dieselbe allmählich verdrängt. Das Vordringen dieser Zellen macht sich, von der Oberfläche der Blastula betrachtet, als Eingang in eine Höhle — den

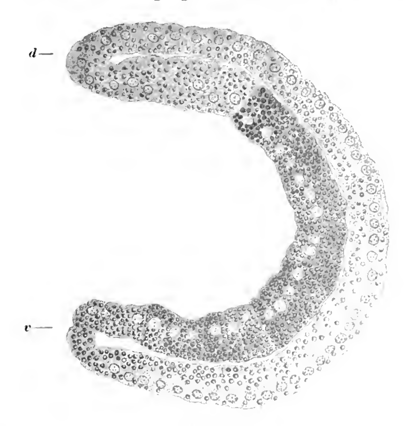


Abb. 33.

Sagittaler Medianschnitt durch eine Amphioxusgastrula: hellere, dotterarme Ektodermzellen, dunkle, dottergefüllte Entodermzellen, d = dorsale, v = ventrale Urmundlippe (nach Morgan und Gazen).

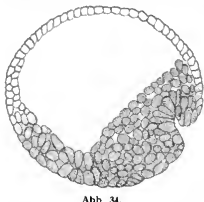
Urdarm mit dem Urmund, geltend. Bald ist der Urmund eine weite kreisförmige Oeffnung (Amphioxus), bald ein schmaler geradliniger, in der Regel aber schwach gekrümmter Spalt (Amphibien, Taf. 9, Fig. 1). Der Urmund führt nun, wie

gesagt, in die Urdarmhöhle hinein, welche die vordringende Zellgruppe oder Zellhaufen aushöhlend, aus letzterer einen bald mehr bald weniger scharf konturierten Sack bildet. Ist einmal die Einwanderung und Aushöhlung der betreffenden Zellengruppe soweit fortgeschritten, dass die Wand des Urdarmes dem Ektoderm von innen anliegt, und die Furchungshöhle zum allergrössten Teile verdrängt ist, so liegt uns ein Keim vor, welcher eine von aussen durch den Urmund zugängige Höhle, die Urdarmhöhle in sich birgt und für dieselbe eine zweiblättrige Begrenzung liefert (Taf. 8, Fig. 1). Behält man diese prinzipiellen Grundzüge im Auge, so sind die Unterschiede bei verschiedenen Tierspezies mehr untergeordneter Art und hauptsächlich wohl als Ausfluss einer verschiedenen Verteilung des Dotters zu betrachten. Derjenige Abschnitt der Blastula des Amphioxus, welcher zur Einstülpung bestimmt ist, bildet, wie das Ektoderm, eine einfache epitheliale Zellage, wobei allerdings die Zellen durch ihren Dotterreichtum und Grösse von den benachbarten Zellen abstechen. Durch die Einstülpung selbst wird eine höchst einfach gestaltete hohle Gastrula gebildet, an welcher die volle Radiärsymmetrie nur durch die Miteinstülpung einer Gruppe ektodermal aussehender Zellen gestört wird (Abb. 33).

Der Gastrulationstypus bei holoblastischen Eiern mit inaequaler Furchung wird durch die Grösse und Dotterreichtum der Zellen der vegetativen Hemisphäre wesentlich beeinflusst und im Vergleich zum Amphioxus abgeändert.

Als Resultat einer inaequalen Furchung entsteht zunächst eine Blastula mit exzentrisch gelegener Blastulahöhle und scharf ausgesprochenem Gegensatz zwischen Blastuladach und -Boden. Ersteres besteht aus einer relativ dünnen, deutlich epithelial gefügten Lamelle (bei Tritonen einschichtiges Epithel); letzteres dagegen aus einem massigen, mehrschichtigen, un-

regelmässig begrenzten Zellhaufen (Abb. 35). An der Uebergangsstelle beider Abschnitte, sogen. Randzone der Blastula, macht sich nun zunächst der Gastrulationsvorgang durch eine Erhebung oder Einwachsen eines Zellhaufens in das Blastulainnere geltend; gleichzeitig damit oder etwas später kann auch von aussen eine zunächst seichte spaltförmige Depression der Oberfläche wahrgenommen werden, welche sich ziemlich bald in einen tiefen engen Spalt umwandelt und den einwuchernden Zellhaufen aushöhlt (Abb. 34). Der Zutritt zur Spaltbildung von aussen, der Urmund, hat zunächst eine leicht bogen-



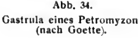


Abb. 34.
Gastrula eines Petromyzon (nach Goette).

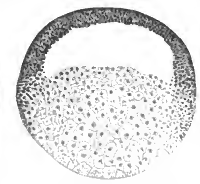


Abb. 35.
Meridionalschnitt durch eine Froschblastula.

förmig gekrümmte Gestalt. Indem die Einwärtsbewegung des Zellhaufens sowohl in die Tiefe zunimmt als auch immer weitere Bezirke nach der Peripherie zu ergreift, wird die anfänglich spaltförmige Aushöhlung desselben in eine ansehnliche Höhle umgestaltet. Betrachtet man nun das Dach der neuentstandenen Höhle, so findet man eine sehr weitgehende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Verhältnissen des Amphioxus, indem dort wie hier ein zweiblättriges, aus Ektoderm und Entoderm bestehendes Gebilde vorliegt, wobei das Entoderm als

sekundär, durch Einwachsung oder Einstülpung, nicht durch den Vorgang der Furchung selbst entstandenes Gebilde auftritt. Es mag nun die Schilderung dieser ersten Etappe der Gastrulation des Amphibieneies an dieser Stelle genügend sein, um uns dem Verständnis der entsprechenden Vorgänge bei meroblastischen Eiern, der Selachier und Teleostier, näherzubringen. Es ergänzen sich die Vorgänge der beiden Arten bis zu einem gewissen Grade und sind geeignet, durch Herausschälen des Wesentlichen an beiden eine einheitliche Auffassung der Gastrulation zu liefern. Der abgefurchte Selachierkeim besteht aus einer deutlich gesonderten Epithelschicht und einem massigen, darunter gelegenen Zellhaufen, welcher vorwiegend an dem zukünftigen vorderen Ende der Keimscheibe lokalisiert erscheint. Von der Oberfläche betrachtet grenzt sich der abgefurchte Keim als runde Keimscheibe ganz scharf vom Dotter ab. Es tritt nun am Hinterende derselben eine eigentümliche lippenförmige Verdickung der Keimscheibe auf, welche durch eine Sichelrinne von dem angrenzenden Dotter abgesetzt wird und einen nicht unbedeutenden Umfang des Hinterendes der Keimscheibe einnimmt (Abb. 36 u. 37).

Ein sagittaler Schnitt durch den Keim zeigt uns nun, dass die sichelförmige Rinne und die lippenförmige Verdickung des Hinterendes des Blastoderms durch Umschlag des Randes desselben nach innen, somit durch Entstehung eines unter dem Ektoderm gelegenen zweiten Keimblattes — des Entodermes — bedingt wird; die immer tiefer werdende Sichelrinne wird nun durch das weitere Vorwachsen der Urmundlippe nach hinten in eine ansehnliche, zwischen Dotter und Entoderm gelegene spaltförmige Urdarmhöhle verwandelt. Denkt man sich die Keimscheibe durchsichtig, so sieht man, wie der in der Mittellinie bereits tief fortgeschrittene Umschlag nach beiden Sei-

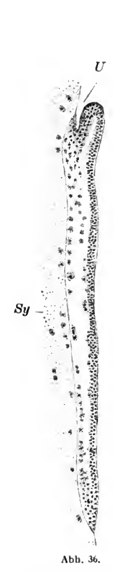


Abb. 36.

Keimscheibe eines Selachierembryo (Torpedo) junges Stadium; erste Andeutung des Urdarmes (U); Sy = Syncytium (nach H. E. Ziegler).

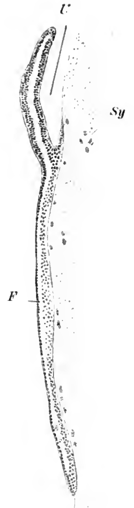


Abb. 37.

Keimscheibe eines Selachierembryo (Torpedo – älteres Stadium) (vgl. Abb. 40); U = Urdarm; Sy = Syncytialkerne; F = Furchungszellen, die sich zu einer blattartigen Schicht anordnen, welche später in das Entoderm übergeht (nach H. E. Ziegler).

ten hin flach ausläuft; dasselbe gilt selbstverständlich auch für die als unmittelbare Folge des Umschlages, als freier Raum zwischen Entoderm und Dotteroberfläche aufgetretene Urdarmhöhle. Verfolgt man die Verhältnisse von innen, d. h. von der Furchungshöhle aus, so sieht man, dass die Innenfläche des neuentstehenden Entodermes ohne scharfe epitheliale Begrenzung in den lockeren Zellhaufen übergeht und von demselben einen Zuwachs erfährt (Fig. 37).

Betrachten wir nun die entsprechenden Stadien am Teleostierkeim, so sehen wir zunächst nicht unbedeutende Unterschiede, aber gleichzeitig auch prinzipielle Uebereinstimmung. Im Gegensatz zum Selachierkeim ist an der abgefurchten Keimscheibe der

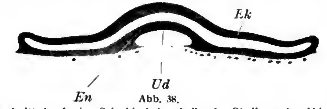


Abb. 38.

Querschnitt durch eine Selachierkeimscheibe des Stadiums der Abb. 37. Gegend der Embryonalanlage; Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Ud = Urdarmhöhle (nach H. E. Ziegler).

Teleostier das zukünftige Hinterende durch eine nicht unbedeutende Zellenanhäufung markiert. Die zunächst noch mehr locker gelagerten Zellmassen ordnen sich nun zu einem scharf abgegrenzten Keimblatt um, welches wie ein Uhrglas dem Dotter aufsitzt und im Gegensatz zum Selachierkeim keine oder fast keine Elemente innerhalb der Furchungshöhle enthält. Es erfolgt nun am hinteren Keimscheibenrande ein Umschlag des Blastodermes, welcher im Prinzip den geschilderten Vorgängen am Selachierkeim völlig entspricht, jedoch durch vollständiges Fehlen einer eigentlichen Urdarmhöhle, d. h. eines ausgesprochenen freien Raumes zwischen neuentstehendem Entoderm und Dotteroberfläche absticht. Es wird sich jedoch im Späteren ergeben,

dass dieser Unterschied mehr nebensächlicher Natur ist und nur als Ausfluss der allgemeinen kompakten und stark zusammengedrängten Beschaffenheit der Keimblätter und Organanlagen der Knochenfische erscheint.

Wenn wir unsere vergleichende Betrachtung des Gastrulationsvorganges an dieser ersten Etappe desselben vorläufig abbrechen und das den verschiedenen Arten gemeinsame Prinzip herauszuschälen versuchen, so ergibt sich die für die Anamnier allgemein geltende Feststellung, dass der Keim zweiblättrig wird, resp. das Entoderm zur Ausbildung gelangt, indem das Zellmaterial für letzteres von der Keimoberfläche in das Keiminnere, in die Furchungshöhle unter teilweiser Verdrängung derselben vorgeschoben wird und durch mehr oder weniger weitgehende Aushöhlung dieses Zellmaterials ein Entodermsack mit epithelialer Entodermbekleidung zustande gebracht wird. Soweit die Uebereinstimmung. Es kommen nun weitgehende, von dem Dottergehalt der Eier abhängige Unterschiede in Betracht.

Der Urmund (Blastoporus) des Amphioxus ist auf allen Entwickelungsstadien eine kreisförmige Oeffnung, an welcher man an einem Medianschnitte durch den Keim eine sogenannte dorsale und ventrale Urmundlippe, stets beide im gleichen Entwickelungsstadium, unterscheiden kann. Ganz anders ist das Verhalten der holoblastisch inaequalen Eier, z. B. der Amphibien. Der Urmund wird als eine zunächst sichelförmige, dann hufeisenförmige Rinne angelegt, welcher der zirkuläre, ventrale Abschluss zunächst noch fehlt. Der enge spaltförmige Urdarm stellt auf allen Entwickelungsstadien eine getreue Fortsetzung der Konfiguration des Urmundes dar, breitet sich somit erst allmählich seitwärts aus, um schliesslich an der ventralen Seite seine Seitenflügel zur Verschmelzung zu bringen. Ein ringförmiger Blastoporus der Amphibieneier ist somit nur ein spät und erst als

Abschluss des Gastrulationsvorganges auftretender Zustand. Denken wir uns dagegen die Masse der dotterhaltigen Zellen, welche die ventrale Wand des Urdarmes der Amphibien bilden, etwa bis auf eine einschichtige Lamelle reduziert, so erhalten wir ein Bild der Amphibiengastrula, welches das wesentliche des schematischen Typus des Amphioxus und der Wirbellosen widerspiegelt.

Durch gewaltige Dotterzunahme finden wir bereits innerhalb der Amphibienklasse weitere Modifikationen des Gastrulationstypus, welche uns den Verhältnissen der Fischeier näherbringen. Die zu den Coecilien gehörenden Gymnophyonen furchen sich infolge auffallenden Dotterreichtums nach meroblastischem Typus (Abb. 39). Erfolgt demnach die Anlage des Urdarmes (und mit demselben verknüpft des Urmundes und des Entodermes), so finden wir als ventrale Begrenzung des Urdarmes statt der diskreten Dotterzellen des Frosch- und Tritoneies eine nicht gegliederte kernhaltige Dottermasse. Aehnliche Verhältnisse finden wir auch bei Selachiern und Teleostiern. Indem jedoch hier durch gewaltige Dotterzunahme das Grössenverhältnis des Blastuladaches zum Gesamtvolumen des Eies ein immer ungünstigeres wird, erleidet der Blastoporus resp. der Urdarm sowohl in der Anlage der Weiterausbildung noch bedeutendere Modifikationen. Wenn wir die weiteren Wachstumsvorgänge an diesen Eiern vorläufig noch unberücksichtigt lassen, so erhellt schon aus der Betrachtung der schematischen Figuren (Abb. C), dass ein zirkulärer Abschluss des Blastoporus respektive eine kugelschalenartige Anlage der Urdarmhöhle in den meroblastischen Eiern erst dann möglich wird, wenn das Blastoderm sich über die ganze Eikugel ausgebreitet hat. Es kommt wohl in der Tat zum ringförmigen Abschluss des Umwachsungsrandes, jedoch keinesfalls zur entsprechenden Ausbildung einer Urdarmhöhle. Die Ana-

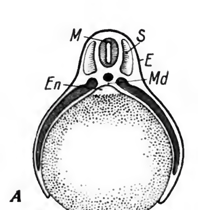


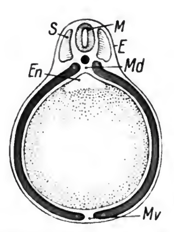
Abb. 39.

Medianschnitt durch die Gastrula von Ichthyophis glutinosa. Die Urdarmhöhle (Ud) öffnet sich in ein unregelmässig gestaltetes zwischen dotterhaltigen Zellen und ungefurchtem Dotter gelegenes Spaltensystem (nach Brauer).

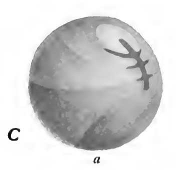
logie der ersten Etappe der Gastrulation von Amphioxus, Amphibien und Fischen erstreckt sich somit nur auf einen allerdings prinzipiell wichtigen Punkt, die Beförderung eines Bezirkes der Furchungszellen in das Keiminnere behufs Bildung des Entodermes. Abgesehen von dieser Uebereinstimmung, gehen jedoch die Wege der Entodermbildung und, wie sich später ergeben wird, auch der Mesodermbildung bei den verschiedenen Typen weit auseinander.

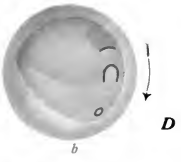
So einfach und eindeutig die Vorgänge beim ersten Auftreten des Urdarmes resp. des Entodermes bei den Anamniern auch sein mögen, so sehr komplizieren sich dieselben entsprechend ihrer weiteren Ausbildung. Es kommt hier namentlich eine wichtige, bis jetzt noch nicht beantwortete Frage in Betracht, von deren endgültiger Erledigung eine Klärung der Verhältnisse wohl zu erwarten wäre: Welcher Art ist der Vorgang des Eindringens der Zellmasse in die Furchungshöhle? Werden die Zellen hineingeschoben, eingestülpt, von innen angezogen oder von benachbarten Zellen überwachsen und damit von der Keimesoberfläche abgedrängt? Für die klaren Verhältnisse vieler Wirbelloser und des Amphioxus scheint die Sachlage eindeutig zu sein: wir nennen einen Vorgang, durch welchen ein Teil der Wand einer Hohlblase zunächst abgeflacht wird, dann allmählich in das innere einsinkt und eine Vertiefung an der Aussenfläche hinterlässt — eine Einstülpung derselben, ohne dadurch praejudizieren zu wollen, durch welche Kräfte dieser Vorgang sich abspielt; es ist höchst wahrscheinlich, dass bei dem entsprechenden Vorgange an der Hohlblastula eine Resorption des flüssigen Inhaltes derselben seitens der späteren Entodermzellen stattfindet und somit dieselben durch die entstandene Leere bis zu einem gewissen Grade angezogen werden. Es wurden auch vielfach Versuche gemacht, das Vordringen der





Zwei Stadien der Umwachsung der Dotterkugel eines meroblastischen Eies durch die Keimblätter. — Die zwischen den Mesodermblättern eingeschlossene Coelomhöhle ist durch blaue Farbe hervorgehoben. E = Ektoderm: En = Endoderm; M = Medullarröhre, Md = Mesenterium dorsale; Mv = Mesenterium ventrale; S = Somit.





a *b*

Schemata zur Gastrulation des Fischeies (a) und des Froscheies (b). Blau = die Urdarmhöhle in drei verschiedenen Stadien. Auf dem frühsten Entwicklungsstadium des Fischeies (hellster Kreis) sind Urdarmhöhle axial und seitliche, sichelförmige Umschlagränder des Blastodermes erkennbar, durch deren Verwachsung in der Medianebene der Urdarm an Länge zunimmt (s. g. Concrescenz). Es ist aber aus weiteren Stadien ersichtlich, dass das Material der Umschlagränder des Blastodermes bald erschöpft wird, und dass somit die Längenzunahme des Urdarmes nur zum Teil auf Concrescenz beruht. In der Froschgastrula (b) sind 3 Zustände des Urmundes dargestellt und zugleich die Verschiebung desselben auf der Eikugel (im ganzen um etwa 45°) erkennbar. Ein kreisförmiger Abschluss des Urmundes, somit eine eigentliche ventrale Urmundlippe tritt erst im Stadium III auf. Es ist ausserdem ersichtlich, dass die Vertiefung der Urdarmhöhle nicht nur durch Verschiebung des Urmundes erfolgt, sondern dass in noch höherem Masse das jeweilige Vorderende des Urdarmes in entgegengesetzter Richtung fortschreitet, indem die Urdarmhöhle durch Auseinanderweichen dotterhaltiger Endodermzellen nach allen Richtungen sich ausdehnt. **Blau ist die jewellige Ausdehnung des Urdarmes dargestellt.**

Entodermzellen in die Furchungshöhle bei den Amphibieneiern auf analoge Ursachen zurückzuführen; es kann jedenfalls als ziemlich sicher angesehen werden, dass eine Abflachung oder gar eine Einstülpung der Oberfläche des Amphibieneies jedenfalls nicht das Primäre ist, vielmehr durch den vorausgegangenen, eben geschilderten Prozess des Vordringens der Furchungszellen in das Blastulainnere bedingt wird. Ist nun einmal die erste Anlage des Urdarmes, resp. Entodermes vorhanden, so muss die zweite, nicht minder wichtige Frage beantwortet werden: durch welche Momente eine Vertiefung des ersteren, resp. ein Weiterwachstum des letzteren erfolgt? Die Verhältnisse der Amphioxusgastrula liefern uns in bezug auf diesen Punkt gar keine verwertbaren Anhaltspunkte für die Vorgänge an den Eiern der Anamnier, welche somit für sich betrachtet werden müssen. Es wurde diese Frage namentlich für das Froschei vielfach umstritten. Wenn wir eine Froschgastrula in ihren ersten Anfängen betrachten, so sehen wir, dass die Urmundlippe an der Grenze der schwarzen und weissen Hemisphäre sich anlegt und dass letztere etwas weniger als die Hälfte der Eikugel einnimmt. Ziehen wir ältere Stadien zum Vergleiche heran, so können wir 1. ein allmähliches Schwinden der weissen Hemisphäre; 2. eine bedeutende Tiefenzunahme der Urdarmhöhle konstatieren. Es liegen nun zur Erklärung dieser Veränderungen folgende Möglichkeiten vor: a) die erste Urdarmanlage an der Grenzzone bleibt als Punctum fixum und als zukünftiges Kopfende des Urdarmes erhalten; die Urdarmlippe wandert dagegen über die weisse Hemisphäre hinweg in der durch die Pfeile des Schemas D angedeuteten Richtung; b) durch ein allmähliches Auseinanderweichen (Delamination) der eingewanderten Entodermzellen vertieft sich die im Beginne flache Urdarmhöhle, wobei, im Gegensatze zu a), das zukünftige Schwanzende stationär, das Kopfende der Urdarmhöhle stets in Wechsel

Tafel 8.

Fig. 1. Medianschnitt durch eine Froschgastrula (Stadium zwischen Fig. 1 u. 2 der nächsten Tafel). Von der ursprünglichen Oberfläche der weissen Hemisphäre ist nur der Dotterpfropf erhalten. Der spaltförmige Urmund öffnet sich in eine weite Urdarmhöhle, welche nur durch eine dünne Zellamelle von der Furchungshöhle getrennt bleibt.

Fig. 2. Querschnitt durch die mittlere Körperregion eines Froschembryo (Stadium zwischen Fig. 3 u. 4 der nächsten Tafel). Das pigmentierte Ektoderm bildet einen vollständigen Ueberzug. Das Mesoderm ist in seinen dorsalen und seitlichen Partien scharf abgesetzt, ventralwärts ist es von der Masse der dotterhaltigen Entodermzellen nicht zu sondern. Die dorsale Darmwand, eine epitheliale Lamelle, der ventrale Abschluss des Darmes aus einem lockeren Zellhaufen zusammengesetzt.

Ch = Chorda, E = Entoderm, M = Mesoderm, Md = Medullarrohr.

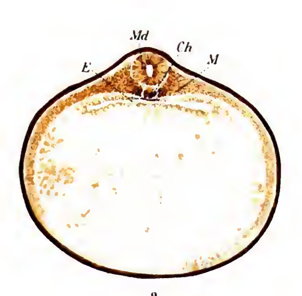
---

und Bildung begriffen wäre; die zuerst angelegte Partie der Urmundlippe verbliebe fast unbeweglich, das scheinbare Vordringen der schwarzen Hemisphäre und Schwund der weissen hätte sich dagegen durch einen Differenzierungsvorgang, resp. Pigmentierung der weissen Dotterzellen erklärt; c) das in Fig. 1, Taf. 8 dargestellte Endergebnis der Gastrulation käme durch Kombination beider Alternativen zustande. Die genaueren, namentlich experimentellen Untersuchungen der letzten Jahre lassen kaum einen Zweifel darüber bestehen, dass die dritte Möglichkeit den Tatsachen am meisten entspricht: Wenn wir von der Randzone, der Stelle des ersten Auftretens des Urmundes ausgehen, so wandert die dorsale Urmundlippe etwa um 70° nach abwärts, das Kopfende der Urdarmhöhle seinerseits um einen bedeutenden, nicht näher präzisierbaren Betrag in die Tiefe zur Verdrängung der Furchungshöhle. Die Stelle des zuerst auftretenden ventralen Abschlusses der Urmundlippe wird seinerseits durch Umwandlungsvorgänge innerhalb der Uebergangszone,*) d. h. durch Vermehrung und Pigmentierung der Zellen der weissen Hemisphäre,

*) Anm. An der dem Urmund entgegengesetzten Seite der Eikugel.



1.



2.

vorbereitet. Es wäre nun zu entscheiden, durch welche Momente die (im Schema durch schwarz angegebenen) Formänderungen der Urmundlippe in verschiedenen Etappen zustande kommen. Die von allen Seiten gegen einen immer kleiner werdenden Bezirk des Urmundes andrängende Zellmasse müsste sich naturgemäss stauen, wenn nicht ihre Einordnung in einer bestimmten, eine freie Expansion zulassenden Richtung ermöglicht wäre. Da die Längenzunahme des Urdarmdaches in der Medianlinie des Embryo am geringsten ist, so liegt es nahe, erstere nicht so sehr durch Eigenvermehrung der Zellen in dieser Linie selbst, als durch Andrängen neuen Materials von rechts und links und Verschmelzung, resp. Verlötung desselben in der Mittellinie entstanden zu denken. Es gelingt in der Tat, auf bestimmten, wenn auch rasch vorübergehenden Entwickelungsstadien, eine entsprechende mediale Naht an dem Amphibienembryo nachzuweisen, wenn auch die Angaben über ihre Ausdehnung, resp. die Tragweite dieses Verschmelzungsvorganges für die Bildung der sogenannten Embryonalplatte recht unsicherer Natur sind (Abb. 48).

Das Wachstum der Urdarmhöhle und was mit demselben identisch ist, des Ektoderms und Entoderms bei den meroblastischen Eiern der Selachier und Teleostier ist in noch höherem Masse als bei Amphibien von dem Umwachsen des Dotters abhängig. Indem die, scheibenförmig der grossen Dotterkugel aufliegende Keimscheibe ein nach allen Seiten gerichtetes, exzentrisches Wachstum aufweist, breitet sich dieselbe über die Dotterkugel aus; es ist jedoch dabei zu berücksichtigen, dass zwischen den Wachstumsvorgängen in dem sichelförmigen Bezirke der Urdarmanlage und denjenigen des sogenannten ausserembryonalen Bezirkes insofern bedeutende Unterschiede sich geltend machen, als letzterer eine viel intensivere Verbreitung über die Dotterkugel hinweg aufweist und gleichzeitig auf

einem völlig indifferenten Zustande eines einschichtigen ektodermalen Häutchens verbleibt, welches nur am freien, sogenannten Umwachsungsrande eine unbedeutende Verdickung aufweist, in der Gegend des Urmundes das Wachstum dagegen bedeutend zurückbleibt, aber gleichzeitig ausgesprochen lippenförmig ausgebildete, somit doppelblättrige Bezirke an Ausdehnung gewinnen. Es resultiert somit aus letzterem Umstande eine Vertiefung des als Urdarm anzusehenden Spaltes zwischen neuentstehendem Entoderm und

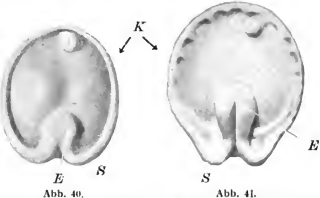


Abb. 40. Abb. 41.

Keimscheiben von Torpedo (Selachier). E = Embryonalanlage mit Medullarwülsten; S = Schwanzknospen; K = ausserembryonaler Keimrand (nach H. E. Ziegler.)

Dotteroberfläche, aus ersterem Momente dagegen ein Umbiegen der seitlichen Partien des Blastodermes*) gegen die, die Längsachse des späteren Embryo markierende, in einem bestimmten Radius der Keimscheibe gelegene Medianebene und ein Verschmelzen der so einander genäherten Urmundlippen. Es findet somit eine Längenzunahme des Urdarmes, resp. der Dorsalplatte, mit anderen Worten der Embryonalanlage durch einen Vorgang statt, welcher von His mit dem Namen „Konkrescenz" belegt wurde. Es bleibt aber auch für das Fischei, ähnlich wie für das Am-

*) Anm. Nachdem mehr als die Hälfte der Dotterkugel umwachsen wurde.

phibienei, durchaus unentschieden, in welchem Umfange das sich geltend machende Längenwachstum des Embryo in der Tat dem eben erwähnten Konkrescenzvorgange entspricht und inwieweit das Eigenwachstum der zunächst kurzen Embryoanlage daran beteiligt erscheint.

Aus den Versuchen einiger Autoren geht hervor, dass von einer Konkrescenz der Urmundlippen nur im Bereiche der sogenannten Schwanzlappen die Rede sein kann, die eigentliche Embryonalanlage dagegen vorwiegend durch autonomes Wachstum an Länge zunimmt. Ist die Umwachsung der Dotterkugel durch den ausserembryonalen Bezirk nahezu vollendet, so sieht man am Hinterende des Embryo eine kreisförmige Oeffnung entstehen, welche zwar einige Aehnlichkeit mit dem kreisförmigen Blastoporus des Amphibieneies und somit mittelbar mit demjenigen des Amphioxuseies besitzt, im übrigen jedoch mit denselben durchaus nicht verglichen werden darf.

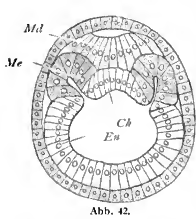


Abb. 42.

Querschnitt durch eine Amphioxuslarve. Ch = Ckordaentoderm; En = Entoderm; Md = Medullarplatte; Me = Mesodermtaschen (nach Hatschek).

Wir haben uns vorläufig mit der Schilderung der Entwickelungsvorgänge der Anamnier beschäftigt, soweit dieselben sich an den primären zwei Keimblättern abspielen. Es greifen jedoch in Wirklichkeit in diese Entwicklungsstadien auch komplizierte Vorgänge des Auftretens des Mesoderms ein, welche das Bild auf den Durchschnitten durch die Keimscheiben bedeutend komplizieren. Am einfachsten gestaltet sich die Entwickelung des Mesodermes beim Amphioxus, bei welchem es als nachweisbares Derivat des eingestülpten Entodermblattes und zwar in Form

zweier beiderseits von der Medianlinie gelegener durch Vorstülpung und Abschnürung vom Entoderm gebildeter hohler Säcke entsteht. Die Höhlen der beiden Mesodermsäcke bilden das Coelom — die spätere Leibeshöhle des Organismus. In dieser eigentümlichen Entstehungsweise des Mesodermes, welche ihn vielen Wirbellosen, wie Ascidien, Sagitta u. a. nahe bringt, scheint der Amphioxus in der Reihe der Chordata und Vertebrata ziemlich abseits zu stehen, obwohl es an zahlreichen Versuchen nicht fehlt, die entsprechenden Vorgänge an den Em-

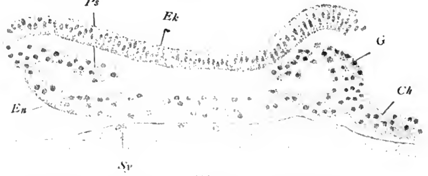


Abb. 43.

Querschnitt durch den hinteren Rand einer Keimscheibe eines Selachier (Pristiurus) (Stadium der Abb. 41). Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Ps, G = Peristomales, gastrales Mesoderm; Ch = Chordaentoderm; Sy = Syncytiumkerne (nach Rabl).

bryonen der Wirbeltiere mit den geschilderten des Amphioxus zu homologisieren. Es ist vor allem bei der Betrachtung der Mesodermbildung bei den Wirbeltieren ein durchgehendes Moment in Betracht zu ziehen, welches dem Amphioxus nicht zukommt. Der Urmund ist, soweit er deutlich zur Anlage kommt (Anamnier und Reptilien) zugleich auch die erste oder auch die einzige Anlagestätte des Mesodermes. Der Anamnierkeim ist streng genommen nur ganz kurze Zeit zweiblättrig, indem schon sehr frühzeitig von der Gegend des Urmundes, bald mehr vom Umschlagrande der beiden primären Keim-

blätter, bald von einem derselben, eine Zellmasse keilförmig zwischen die zwei Keimblätter einwuchert und nach dem Auftreten eines Spaltes oder Dehiscenz innerhalb derselben die Anlage der zwei Mesodermlagen oder Blätter deutlich wird. Das Mesoderm der Anamnier ist somit, seinem ersten Auftreten nach, p e r i s t o m a l, d. h. aus dem Urmundrand entstehend. Es lässt sich dieses Verhältnis sowohl

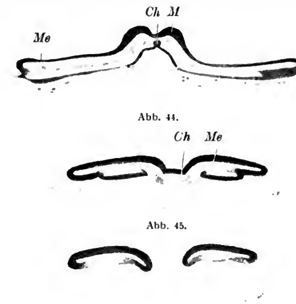


Abb. 44.

Abb. 45.

Abb. 46.

Drei Querschnitte durch die Selachierkeimscheibe des Stadiums der Abb. 41 in cranio-caudaler Richtung. 1. In der Mitte der Embryonalanlage. 2 In der Gegend vor den Schwanzknorpen. 3. Schnitt durch die Schwanzknorpen. Ch = Chorda; M = Medullarwülste; Me = Mesoderm (nach H. E. Ziegler).

an den holoblastischen Eiern, namentlich der Amphibien, als mit besonderer Deutlichkeit an jungen Keimscheiben der Selachier nachweisen.

Nun kann aber die Lokalisation des Mesoderms am Urmunde, somit am Rand der Keimscheibe, nicht als bleibend oder für die weiteren Vorgänge zu-

reichend angesehen werden. Es tritt in der Tat schon frühzeitig in der Längsachse des zukünftigen Embryo eine paarige Anhäufung von Mesodermmassen auf, welche beiderseits von der Medianlinie gelegen, zum ersten Mal der bilateralen Symmetrie des Wirbeltierkeimes einen deutlichen Ausdruck geben. In der Medianebene verbleibt der Keim dagegen zweiblättrig, wobei der axiale Streifen des Entoderms eine spezielle Umgestaltung als Chordaentoderm aufweist. Das Problem der Entstehung des axialen (gastralen) Mesoderms gehört zu den am meisten umstrittenen Fragen der Embryologie, indem man im besonderen Masse bestrebt war, speziell in diesem Vorgange eine durchgehende Homologie zwischen allen Abteilungen des Wirbeltierstammes und dem Amphioxus zu finden. Letzterer Voraussetzung gemäss wird das axiale Mesoderm gewöhnlich von dem peristomalen abgeleitet, indem angenommen wird, dass durch Verschmelzung der Urmundlippen von links und rechts in der Mittellinie (Konkrescenz) und nachträgliche scharfe Sonderung des Ektoderms von der Verschmelzungsstelle ein Zustand geschaffen wird, wie wir ihn auf einem Querschnitt durch einen Wirbeltierkeim erblicken. Wir hatten bereits bei der Besprechung der Oberflächenbilder Gelegenheit gehabt, die Möglichkeit der Entstehung des Embryo durch Konkrescenz der Urmundränder zu prüfen und haben uns überzeugt, dass der in dieser Weise zustande kommende Bezirk der Körperanlage nicht bedeutend sein kann; nur in ähnlichem Umfange kann natürlich auch die Ableitung des axialen Mesoderms vom peristomalen Geltung haben. Wenn wir somit z. B. einen jungen Selachierkeim betrachten, an welchem die Vorgänge sich am übersichtlichsten gestalten, so kann wohl als sicher hingenommen werden, dass das am Keimrande angelegte peristomale Mesoderm wohl zum grössten Teil in die Längsachse des Körpers durch

Konkrescenz mithineinbezogen wird und dadurch zum Längenwachstum des Körpers beträchtlich beiträgt. Es wird aber dieser Vorgang im Vergleich zum Eigenwachstum und Weiterausbildung der noch kurzen Anlage des axialen Mesoderms bedeutend zurücktreten müssen. Auch am Amphibienei lässt sich ein dem Urmund anliegender Bezirk erkennen, welcher mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der Konkrescenz der Urmundränder abgeleitet werden kann, und wo dementsprechend die Mesodermmassen ihren Zusammenhang mit dem Entoderm in ähnlicher Weise, wie am Urmundrande verraten. Der grösste, nach vorne zu sich erstreckende Abschnitt des Mesoderms muss aber unbedingt aus dem Entoderm durch Abspaltung von demselben abgeleitet werden. Es findet in der abgespaltenen Mesodermlage eine Sonderung in einen axial gelegenen, strei-

Abb. 47.

Abb. 48.

Abb. 49.

Drei Querschnitte durch einen Froschembryo (in cranio-caudaler Richtung (vgl. Stadium Fig. 3 Taf. 9) Ch = Chorda; En = Entoderm; D = Dotterzellen; M = Medullarplatte; Me = Mesoderm; V = Verwachsungsnaht; U = Urmund (nach O. Hertwig).

fenförmigen Abschnitt — die Chordaanlage, und die seitlich liegenden Mesodermmassen, zunächst noch ohne Coelomhöhle statt. Die Abspaltung der Mesodermlage und der Chordaanlage von der Entodermmasse kann bei den Teleostiern am wenigsten angezweifelt werden. Bei jedem Fehlen einer Sonderung beider Schichten bei dem Gastrulationsvorgange ist es freilich richtiger, von der durch Umschlag entstehenden massiven Lage nicht als vom Entoderm, sondern eher als vom Mesentoderm zu sprechen (Fig. 2, 3, Taf. 7). Das eigentliche Entoderm ist im Gegensatz zum mächtigen Mesoderm zu einer dünnen einschichtigen Lamelle reduziert, welche sich zum Teil aus dem locker am Boden der Furchungshöhle liegenden Furchungszellen herausbildet.

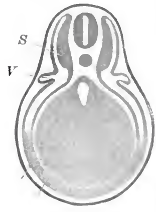


Abb. 50.

Schematischer Querschnitt durch einen Amphibienembryo um die Differenzierung des Mesodermes zu erläutern. Nur der dorsale Teil der Seitenplatten zeigt eine Sonderung in beide Mesodermblätter und zwischen beiden eingeschlossene Leibeshöhle. Weiter ventralwärts steht das Mesodermmaterial im Begriff, sich durch Abspaltung von den dotterreichen Entodermlagen zu sondern. S — Somit; V — Vorniere.

Um für die Vorgänge der Keimblätterbildung der Amnioten eine Formel zu finden, welche sie in prinzipielle Uebereinstimmung mit den Prozessen bei den Anamniern bringen könnte, ist die Entwickelung der Reptilieneier besonders von Belang geworden. Dieselbe bildet in mancher Hinsicht ein wirkliches Bindeglied zwischen den Verhältnissen, welche bei den Anamniern obwalten und den neuen, uns bei den höheren Amnioten, den Vögeln und Säugern, entgegentretenden Erscheinungen.

Wir hatten bereits früher angedeutet, dass das Entoderm des Reptilieneies schon beim Abschlusse des Furchungsvorganges als eine lockere, unregel-

mässig in der Furchungshöhle zerstreute Zellmasse angelegt ist. Eine Einstülpung oder Umschlag des Ektodermes, ähnlich wie bei den Anamniern, geht somit seiner Entstehung nicht voran. Es tritt jedoch als einleitender Schritt für weitere Vorgänge der Keimbildung, annähernd in der Mitte des Embryonalschildes (was ein weiterer wichtiger Unterschied zur randständigen Anlage des Anamnierkeimes ist) eine eigentümliche, als Primitivplatte bezeichnete Verdickung auf, welche gewissermassen

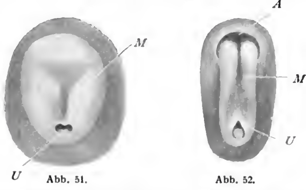


Abb. 51. Abb. 52.

Zwei Gastrulationsstadien einer Eidechse. Abb. 51 = jüngeres, Abb. 52 = älteres Stadium. A = Amnionkopffalte; M = Medullarwülste; U = Urmund (nach Will)

als Ausbreitungsstelle weiterer Elemente zur Bildung des Entoderms gelten muss, da an derselben die beiden primären Blätter, ähnlich wie am Blastoporus der Anamnier, untereinander verlötet sind. Wir müssen somit in der Primitivplatte das Homologon des Urmundes erblicken, eine Annahme, die dadurch eine weitere, schwerwiegende Stütze erfährt, dass an der Primitivplatte zunächst eine dellenförmige Einsenkung, schliesslich aber eine ziemlich geräumige, sackförmige Einstülpung entsteht, welche die grösste Aehnlichkeit mit dem Gastrulationsvorgange der holoblastischen Anamnier besitzt und daher von vielen Autoren tatsächlich für eine echte Gastrulation an-

Tab. 9.

Fig. 1. Gastrula vom Frosch, von der Oberfläche betrachtet. Die Urmundlippe (die dorsale) sichelförmig gekrümmt und an ihren beiden Enden flach auslaufend. Eine ventrale Urmundlippe und dementsprechend eine ventrale Abgrenzung zwischen vegetativer und animaler Hemisphäre besteht noch nicht. In den grossen dotterhaltigen Zellen sind die Stellen der Kerne an den punktförmig erscheinenden Pigmenthöfen zu erkennen.

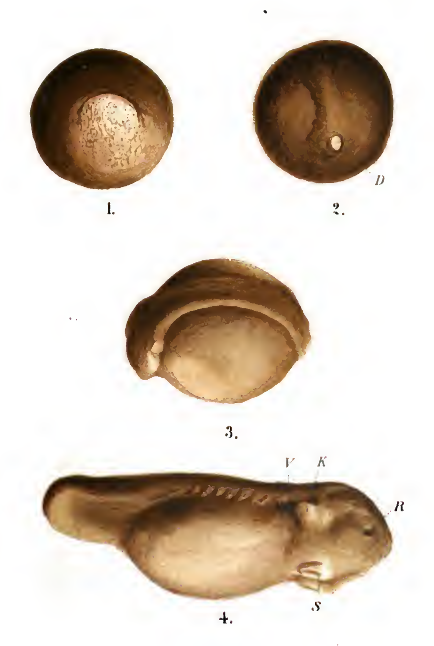
Fig. 2. Froschembryo nach vollendeter Gastrulation. Von der Oberfläche der weissen Hemisphäre ist nur der kleine Dotterpfropf erhalten (vgl. Fig. 1). Auf der Oberfläche macht sich eine flache von zwei Wülsten begrenzte Rinne, die Anlage der Medullarplatte, merkbar.

Fig. 3. Embryo von Triton cristatus. Medullarwülste in ihrem Gehirnteil noch offen, mehr caudalwärts geschlossen.

Fig. 4. Junge Kaulquappe von Triton (vgl. Fig. 2, Taf. 39). K = Kiemenhöcker, R = Riechgrube, S = Saugscheiben, V = Vornierenwulst.

---

gesehen wurde. Diese Interprätation des Einstülpungsvorganges lässt sich jedoch nur unter bedeutenden Einschränkungen aufrecht halten, indem stets im Auge behalten werden muss, dass die erste, bei der Gastrulation der Anamnier auftretende Formbildung die Entstehung des Entoderms, im Reptilienkeime auf diesem Stadium bereits vollzogen ist und die Bildung der sackartigen Einstülpung somit nur in Beziehung zur Mesoderm- und Chordabildung gebracht werden kann, was wiederum im Vergleich zur Mesodermbildung der Anamnier nicht unwesentliche Divergenzen aufweist. Es ist daher empfehlenswert, um dem tatsächlichen Geschehen einen adaequaten Ausdruck zu verleihen, die beim Reptilienkeim auftretende sackförmige Einstülpung mit dem Namen „Mesodermsäckchen“ zu belegen. Die An-


D
1.
2.
3.
V
K
R
S
4.

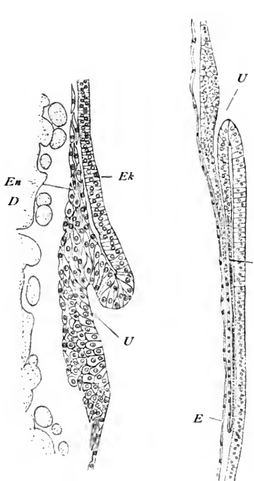


Abb. 53.

Teil einer Keimscheibe eines Geckoembryo im Beginne der Gastrulation. Ek = Ektoderm; En = Entoderm; U = Urmund; D = Dotter (nach Will).

Abb. 54.

Gastrula eines Gecko älteres Stadium: U = Urmund; Ms = Mesodermsäckchen (oder Chordakanal); E = primäres oder Dotterentoderm (nach Will).

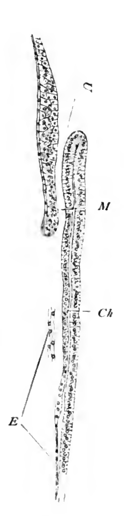


Abb. 55.

Gastrula von Gecko nach Durchbruch des Mesodermsäckchens M (auch Chordakanal genannt) in die Subgerminalhöhle; Ch = Chordaentoderm; E = primäres Entoderm; U = Urmund (nach Will).

lage desselben nimmt in kurzer Zeit bedeutend an Länge und Breite zu und dringt nach vorne zwischen die zwei primären Blätter ein. Sehr frühzeitig erfolgt dabei eine vollständige Verlötung des Grundes des eingestülpten Sackes mit dem darunterliegen-

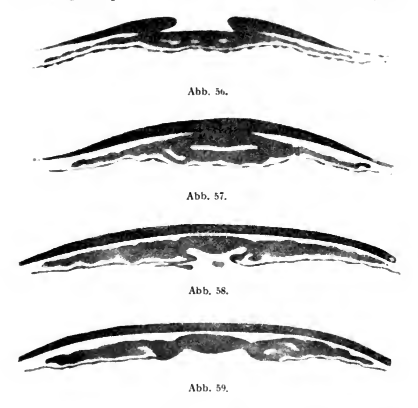


Abb. 56.

Abb. 57.

Abb. 58.

Abb. 59.

Vier Querschnitte durch eine Reptiliengastrula (in caudo--cranialer Richtung) Abb. 56 = Gegend des Urmundes. Abb. 57 = Mesodermsäckchen. Abb. 58 = Durchbruch desselben in die Subgerminalhöhle. Abb. 59 = Kopffortsatz (nach O. Hertwig)

den Entoderm. Der Verlötung folgt ein Durchbruch und Schwund der Entodermplatte in der Medianebene, wodurch die äussere Platte des Sackes gewissermassen in das Entodermblatt eingeschaltet

wird und einen, seiner Beschaffenheit nach ausgezeichneten axialen Streifen, die Chordaanlage, bildet. Die seitlichen Partien des Mesodermsackes sondern sich mittlerweile als gastrales Mesoderm ab (Abb. 56—59).

Zwischen den Vorgängen der Keimblätterbildung der Reptilien und ihrer nächsten Verwandten, der Vögel, bestehen trotz vieler Homologien auch nicht unbedeutende Differenzen, wie überhaupt die ersten Entwickelungsvorgänge am Vogelei viel schwieriger zu untersuchen und zu deuten sind. In der Entstehung des Ektodermes stossen wir beim Vogelei auf Verhältnisse, die mit denjenigen der Reptilien manche Aehnlichkeit besitzen. Es verbleiben innerhalb der Furchungshöhle lockere Zellhaufen, welche sich allmählich in ein kontinuierliches, aus flachen, schuppenartigen Zellen bestehendes Blatt einordnen (Taf. 12, Fig. 1).

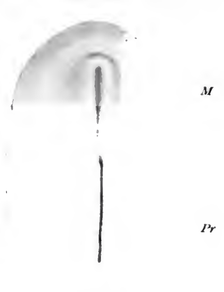


Abb. 60.

Keimscheibe eines Hühnerembryo gegen Ende des ersten Bebrütungstages. M = Medullarwülste (Gegend des Kopffortsatzes); Pr = Primitivstreifen (nach O. Hertwig).

Es werden vielfach Beobachtungen mitgeteilt, nach welchen die Einordnung der losen Entodermelemente in das Entodermblatt vom zukünftigen Hinterende des Embryo ausgeht und daselbst Gebilde am Ektoderm (sichelförmige Rinne) sich nachweisen lassen, welche an entsprechende des Reptilieneies in mancher Hinsicht erinnern. Diese Befunde scheinen jedoch nicht für alle Vögel

Abb. 61.

Medianschnitt durch eine Vogelkeimscheibe (Sperling). Pr. = Primitivstreifen, nur z. Th. dargestellt; U = Urmund; K = Kopffortsatz; E = Entoderm; D = Dotterwall (nach Schauinsland aus O. Hertwig).

zutreffend und jedenfalls ohne tiefere Bedeutung zu sein. Es gilt somit für das Vogelei das gleiche, was für das Reptilienei und, wie wir uns überzeugen werden, auch für das Säugerei: der Keim wird zweiblättrig, ohne dass ein einer Einstülpung oder Umschlag des Blastuladaches analoger Vorgang zu verzeichnen wäre.

In der Anlage des mittleren Keimblattes machen sich im Vogelei eigentümliche Verhältnisse geltend, welche bis in alle Einzelheiten mit denjenigen der Säuger übereinstimmen und daher zweckmässiger mit den letzteren zusammen besprochen werden können. Es dürfte daher angebracht sein, an dieser Stelle die Entstehung des zweiblättrigen Stadiums der Säuger zu besprechen.

Als Resultat einer aequalen holoblastischen Furchung entsteht bei Säugetieren ein kugeliger Zellhaufen mit einer exzentrisch gelegenen Furchungshöhle und einem grossen, im Innern verbleibenden Embryonalknoten. Die Furchungshöhle nimmt in einem sehr schnellen Tempo an Ausdehnung zu und, unter gleichzeitiger Abflachung des Embryonalknotens, entsteht im Säugetierkeim ein Gebilde, wel-

ches vielfache Uebereinstimmung mit meroblastischen Sauropsideneiern aufweist: die einschichtige, dünnwandige, aus abgeflachten Zellen bestehende Blase ist mit eiweisshaltiger Flüssigkeit gefüllt und lässt sich in jeder Hinsicht, auch im Laufe der Weiterentwickelung, der Dotterkugel des Sauropsideneies gleichstellen. Das Zellmaterial des Embryonalknotens allein, welcher sich in einem bestimmten Bezirk an der Innenfläche der Keimblase mittlerweilen schildförmig abflacht, liefert die eigentliche Keimscheibe, welche in ihrem Habitus, ja sogar in ihren Konfigurationen mit der Sauropsidenkeimscheibe, namentlich mit der Vogelkeimscheibe übereinstimmt (vergleiche Abb. 69, und Fig. 1, Taf. 10). Wir stehen somit der eigentümlichen Tatsache gegenüber, dass ein Ei, welches zu den dotterärmsten gehört und sich dementsprechend nach einem holoblastischen und sogar aequalen Typus furcht, in der weiteren Entwickelung Bahnen einschlägt, welche dasselbe den exquisit meroblastischen Eiern der Sauropsiden sehr nahe bringt.

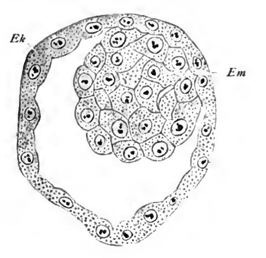


Abb. 62.

Junger Keim vom Schaf. Ek = Ektoblast (zukünftige s. g. Raubersche Schicht); Em = Embryonalanlage (nach Asheton aus O. Schultze).

Dieser Umstand lässt die Vermutung aufkommen, dass das Säugerei sekundär holoblastisch, sekundär dotterarm sei, resp. in Anpassung an veränderte Lebensbedingungen, d. h. Entwickelung im Mutterleibe, eine allmähliche Einbusse an Dotter er-

litten hat, welcher seinen Vorfahren durchaus nicht fehlte. Diese Vermutung wird des weiteren durch die entsprechende Tatsache gestützt, dass die eierlegenden primitivsten Säuger, die Monotremen, Echidna und Ornithorhynchus, noch sehr dotterreiche Eier mit meroblastischem Furchungstypus besitzen.

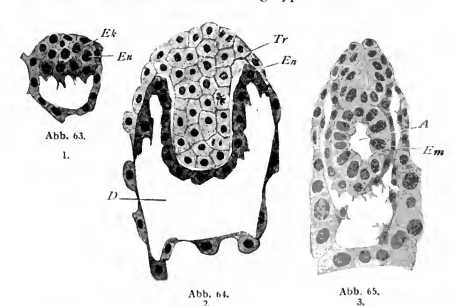


Abb. 63. 1.

Abb. 64. 2.

Abb. 65. 3.

Drei Entwicklungsstadien der Maus. 1. Blastula: Ek = in Wucherung begriffen En = die innerste Schicht der Embryonalanlage, durch ihre dunklere Färbung als Entodermanlage erkennbar.*) — 2. Durch Wucherung des Ektodermes ist ein Zellzapfen s. g. Träger (Tr) entstanden. Das Entoderm (En) breitet sich über die Innenfläche der Dotterblase (D) aus. — 3. Aus dem Träger hat sich die definitive Embryonalanlage (Em) in Form einer geschlossenen Blase (Amnionhöhle A) ausgebildet (nach Selenka)

Das Zellmaterial, welches im Primitivknoten vorliegt, ordnet sich bei allmählicher Abflachung in eine zweiblättrige Keimesanlage ein, welche dem entsprechenden Stadium der Vogelkeimscheibe völlig entspricht. Die flache, einschichtige Wand der Keimblase wird in der Regel im embryonalen Bezirke im Laufe der Weiterentwickelung nicht mehr verwertet. Diese sogenannte Raubersche Deckschicht tritt auf späteren Stadien nur in Form einzelner weit

*) Anm. Der Bezeichnungsstrich zu hoch eingetragen.

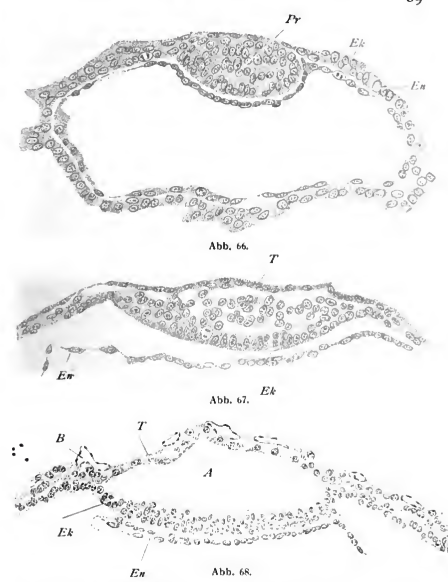


Abb. 66.

Abb. 67.

Abb. 68.

Drei Entwickelungsstadien des Fledermauseies. A = Amnionhöhle; Ek = Ektoderm; B = Blutgefässe der Uteruswand; En = Entoderm; Pr = Primitivknoten; T = Trophoblast (nach van Beneden). Die als Ek in Abb. 66 bezeichnete Schicht wird im Laufe der Weiterentwickelung (Abb. 67 u. 68) zum s. g. Trophoblast (Bestandteil des Chorions), geht sonst für die Embryonalbildung verloren.

auseinandergezogener, abgeflachter Zellen auf und verschwindet schliesslich vollständig.

An die Frage über die Entstehung des zweiblättrigen Stadiums der Säugerkeimscheibe knüpfen sich ebenso zahlreiche Erörterungen wie in bezug auf die analogen Fragen bei den anderen Wirbeltierklassen an.

Es kann allerdings nicht angezweifelt werden, dass das Entoderm, gleich dem Ektoderm durch allmähliche epitheliale Einordnung des Furchungsmaterials entsteht; es werden aber einige Angaben über den Befund einer blastoporusartigen Stelle im Säugerkeim gemacht, wo die beiden Keimblätter miteinander verschmolzen sein sollen. Es kann jedoch diesen vereinzelten und wenig eindeutigen Befunden keine besondere Bedeutung beigemessen werden. Die Vorgänge der allmählichen Ausbildung des zweiblättrigen Keimschildes lassen sich am besten aus den Abb. 63, 64 erkennen. Wir sehen, wie an der Innenseite eines Primitivknotens sich das Entoderm als eine flache, epitheliale Schicht von dem noch locker gelegenen übrigen Zellmaterial abhebt und nach der Peripherie der Keimscheibe hin ausläuft. Es beginnt nun frühzeitig ein excessives Wachstum des neuentstandenen Entodermes, welches an der Innenfläche der einschichtigen Keimblase weiter in schnellem Tempo sich ausbreitet und als eine Trübung des ursprünglich durchsichtigen Keimes merkbar macht.

Das Entoderm, namentlich des ausserembryonalen Keimbezirkes, kommt somit in engen Kontakt mit der in der Keimblase vorhandenen eiweisshaltigen Ernährungsflüssigkeit und kann als Resorptionsorgan für dieselbe angesehen werden, was sich auch durch die eigentümliche, an die entsprechenden Zellen der meroblastischen Eier erinnernde Beschaffenheit seiner Elemente auf späteren Stadien geltend macht (Taf. 19, Fig. 2).

In der Umgestaltung des übrigen Teiles des Primitivknotens zum ektodermalen Blatt machen sich bei verschiedenen Säugern eigentümliche, ziemlich weitgehende Divergenzen bemerkbar, an denen man drei Hauptypen auseinanderhalten kann. Bei den Wiederkäuern, Carnivoren, einigen Nagern (Kaninchen), geht die Ausbildung des flächenhaften Embryonalschildes durch allmähliche Ausbreitung und Abflachung des Zellhaufens des Embryonalknotens vor sich. Beim Maulwurf, Fledermaus und wahrscheinlich auch beim Menschen finden wir, dass nur der tiefere Teil des Knotens zum Ektodermblatt umgewandelt wird, der oberflächliche und zentrale Teil desselben dagegen durch Dehiscenz und wohl auch Verflüssigung der Zellen sich in eine kleine, allseits umschlossene zukünftige Amnionhöhle verwandeln (Abb. 66—68). Der zweiblättrige Keim sieht somit wie eingestülpt aus und die Abflachung desselben su einem embryonalen Schild ist ein sekundärer, erst später auftretender Vorgang. Diese Zustände leiten uns zu einem eigentümlichen, bei kleinen Nagern vorkommenden Typus der sogenannten Umkehrung der Keimblätter über, deren Wesen aus den beigefügten Abbildungen ersichtlich wird (Abb. 64, 65). Durch eigentümliche Wucherung der Elemente des oberflächlichen und zentralen Teiles des Embryonalknotens entsteht ein zapfenartiges Ge-

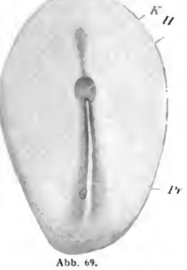


Abb. 69.
Keimscheibe des Kaninchens. H = Hensen'scher Knoten (Gegend des Urmundes, resp. Canalis neurentericus); Pr = Primitivstreifen; K = Kopffortsatz (v. Beneden).

Tab. 10.

Fig. 1. Keimscheibe des Hühnchens (ca. 24 stündige Bebrütung). Die Keimscheibe wurde mit einem Teil des umgebenden Dotters (sogenannter Dotterwall) von der Dotterkugel abgehoben und ist bei durchfallendem Lichte gezeichnet. In der zukünftigen Längsachse des Körpers verläuft die auf der Höhe ihrer Ausbildung befindliche Primitivrinne, welche von zwei Primitivwülsten seitlich eingefasst wird (vgl. Fig. 2, Tab. 12). Eine Strecke weit cranialwärts und seitlich von dem Primitivstreifen ist der Keim, infolge der Ausbreitung des Mesodermes zwischen den primären zwei Keimblättern, weniger durchsichtig als in seiner cranialsten Partie, wo er noch zweiblättrig ist. An der cranialen Peripherie des Keimes einige grosse, unter dem Entoderm (zuweilen auch zwischen letzterem und Ektoderm) gelegene Dotterkugeln. In der cranialen Fortsetzung des Primitivstreifens schwache Andeutung des Kopffortsatzes. Die hufeisenförmige Ektodermfalte an der cranialen Peripherie des Keimes hat keine besondere Bedeutung.

Fig. 2. Keimscheibe des Hühnchens, ca. 30 Stunden alt. Präparation vgl. vorige Figur. Die eigentliche, zur Weiterentwickelung gelangende Embryonalanlage befindet sich cranialwärts vom Primitivstreifen, welcher im Vergleich zum vorigen Stadium ziemlich unverändert blieb.

In cranialer Fortsetzung des Primitivstreifens zieht die aus dem Kopffortsatz entstandene Anlage der Chorda dorsalis. Beiderseits von derselben haben sich je sechs Somiten herausdifferenziert, welche lateralwärts durch sogenannte Halsstücke mit der ungegliederten Mesodermmasse noch zusammenhängen (vgl. Taf. 13).

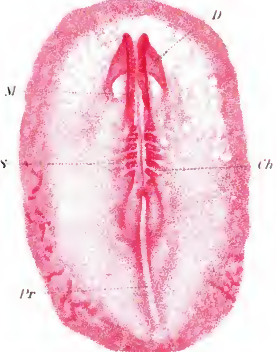
In der Kopfregion haben sich die Medullarwülste steil erhoben und begrenzen eine tiefe, muldenartige Medullarrinne. Am cranialsten Ende biegt die Medullarrinne scharf ventralwärts um und ist daher, von oben betrachtet, im optischen Querschnitte zu sehen.

Die Kopfanlage hat sich mit allen Schichten von der Keimesoberfläche bereits abgehoben, es hat sich demnach eine vordere Darmbucht mit ihrer caudalen scharfen Begrenzung, — der vorderen Darmpforte (D) gebildet.

Die caudalen Teile der Medullarwülste laufen noch ganz flach aus und umgreifen das vordere Ende des Primitivstreifens, welches sie bei ihrem Verschluss miteinschliessen. In der mittleren Körperregion sind die Medullarwülste, infolge Einstellung des Mikroskops auf die Somiten, nicht sichtbar (vgl. Taf. 11). Ch = Chorda, M = Medullarrinne, Pr = Primitivstreifen, S = Somiten.



1.



2

bilde, der sogenannte Träger, welcher die eigentliche Embryonalanlage in die Tiefe drängt und sie **scheinbar** umstülpt.

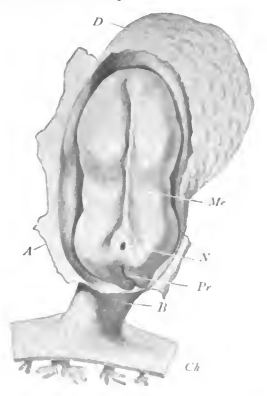


Abb. 70.

Junger menschlicher Embryo (plastische Rekonstruktion.) Die Amnionhöhle ist eröffnet und der Embryo von oben sichtbar. A = Amnionreste; B = Bauchstiel; Ch = Chorion; D = Dottersack; Me = Medullarwülste; N = Neuroporus; Pr = Primitivstreifen (nach Spee).

Der zweiblättrige Säugerkeim bietet schon weitgehende Analogien mit dem Vogelkeim, welche nun durch die Vorgänge der Mesodermbildung noch erhöht werden. In prinzipieller Uebereinstimmung mit den Reptilien ist die erste Anlage des Mesoderms der beiden letztgenannten Klassen ein ausschliessliches

Produkt der Ektodermwucherung. Dasjenige Gebilde, welches beim Reptilienkeim als Primitivplatte und Mesodermtasche auftritt, finden wir im Vogel- und Säugerkeim als sog. Primitivstreifen und Kopffortsatz wieder. Es ist sehr eigentümlich, dass gerade letztere Vorgänge bei den Säugern eine leichtere Homologierung mit den Verhältnissen der Reptilien als diejenigen der Vögel erkennen lassen. Die erste Spur der neuen Entwickelungsetappe macht sich in Form einer annähernd zentral gelegenen Verdickung des Blastodermes, des sogenannten Primitivknotens oder Hensenschen Knotens wahrnehmbar. Diese Verdickung besteht aus einer bedeutenden Wucherung des Ektodermes, welche zu einer schnell erfolgenden Verwachsung mit dem Entoderm und somit zur Entstehung eines Bezirkes führt, welcher Homologien zum Urmund der Anamnier bietet. Nach hinten setzt sich der Knoten streifenartig fort, wobei dieser Primitivstreifen, im Gegensatz zu seinem vorderen Ende, eine ektodermale Wucherung ohne jeden Zusammenhang mit dem Entoderm vorstellt. Der vorhin erwähnte Primitivknoten bietet bei vielen Vögel- und Säugerarten eine weitere bemerkenswerte Eigentümlichkeit, eine enge, kanalartige Einstülpung, welche in die Tiefe und nach vorne gerichtet ist, bis an das Entoderm reicht und dasselbe in der Regel durch-

Abb. 71.
Querschnitt durch den Kopffortsatz eines zweitägigen Hühnchenembryo. M = Medullarrinne; Me = Mesoderm; Ch = Chorda; E = Entoderm; D = Dotterwall.

bohrt.*) Das Stadium des Primitivstreifens ist ein ziemlich scharf abgesetzter embryonaler Zustand des Vogel- und Säugerkeimes, welcher die erste Etappe der Mesodermbildung darstellt und in dieser Gestalt keine unmittelbaren Anhaltspunkte an die uns bei den Anamniern und Reptilien bekannten bietet. Die Ho-

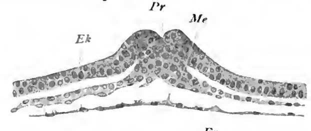


Abb. 72.
Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Kaninchenembryo. Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Me = Mesoderm; Pr = Primitivrinne (nach Rabl).

mologie mit letzteren wird jedoch wieder mehr hergestellt, indem von dem Primitivknoten nach vorwärts, zwischen Ektoderm und Entoderm, zuerst von beiden gesondert, sich ein Zellhaufen einschiebt, welcher als Kopffortsatz des Primitivstreifens bereits an den Oberflächenbildern bei durchfallendem Lichte erkannt



Abb. 73.
Querschnitt durch den Kopffortsatz desselben Embryo. K = Kopffortsatz (nach Rabl).

werden kann. In dem Kopffortsatz ist ohne weiteres das Homologon des Mesodermsäckchens der Reptilien zu erkennen (Abb. 69, 73). Die Aehnlichkeit wird besonders in denjenigen Fällen erhöht, wo, wie bei vielen Säugern, u. a. auch beim Menschen, der Kopffortsatz deutlich ausgehöhlt erscheint, einen Chordakanal

*) Anm. Ein Homologon des Blastoporus (Urmundes).

bildet und von aussen durch den ziemlich ansehnlichen Blastoporus zugängig ist. Der Kopffortsatz ist im übrigen nur ganz kurze Zeit von beiden primären Keimblättern isoliert. Auf etwas vorgeschrittenen Embryonalstadien tritt eine vollständige Verschmelzung desselben mit dem Entoderm, unter entsprechendem Durchbruch des Chordakanals durch letzteres ein. Wenn wir berücksichtigen, dass der Kopffortsatz die einzige Mesodermanlage für den nach vorne vom Primitivstreifen gelegenen Keimesabschnitt ist, und aus seinem medialen Abschnitte die Chorda, aus den seitlichen Massen das paarige gastrale Mesoderm entstehen lässt, so wird die Ho-

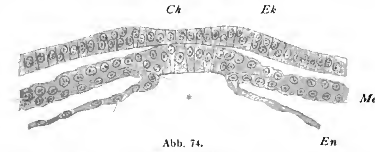


Abb. 74.

Querschnitt durch den Kopffortsatz eines Kaninchenembryo. Ch = Chordaentoderm; Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Me = Mesoderm; * Andeutung einer „Mesodermtasche“ (nach v. Beneden aus O. Hertwig).

mologie der geschilderten Verhältnisse mit den entsprechenden Vorgängen am Reptilienkeim eine vollständige. Wiewohl die geschilderte Entstehungsweise und Umwandlungen des Kopffortsatzes des Vogel- und Säugerkeimes als völlig gesicherte Tatsache gelten können, so ist doch die wichtige Frage nach dem eigentlichen Weiterwachstum desselben und, was dasselbe bedeutet, dem Längenwachstum der Keimesanlage, eine noch nicht endgültig entschiedene. Es liegen hier zwei Möglichkeiten vor: bei der einen wäre der Primitivknoten als ein (relatives) punctum fixum zu betrachten. Die Längenzunahme des cranialwärts von ihm gelegenen Keimesabschnittes, somit auch des Kopffortsatzes, müsste

dann sowohl durch Nachschub des neuen Materials vom vorderen Rande des ersten, wie auch durch Proliferation der Zellen innerhalb der wachsenden Bezirke erfolgen. Der Primitivstreifen hätte im letzteren Fall keine direkte Beziehung zum Wachstum der Embryonalanlage. Die andere Möglichkeit, welche durch vielfache Ergebnisse auch der experimentellen Forschung gestützt wird, läge darin, dass der Kopffortsatz an seinem Hinterende in ununterbrochener Weise an Länge zunimmt, indem das Kopfende des Primitivstreifens sich kontinuierlich unter entsprechenden Modifikationen in den ersteren umwandelt. Der Primitivknoten wäre im letzteren Falle nicht etwa als fixe Marke zu betrachten, ändert vielmehr kontinuierlich seine wirkliche Lage im Embryo, indem er (und mit ihm zusammen auch der Blastoporus sich von vorne in den Kopffortsatz umwandelnd, nach hinten seinerseits aus dem Material des Primitivstreifens immer von neuem anlegt. Dieser Vorgang kann so lange dauern als der Primitivstreifen, durch lebhafte Vermehrung seiner Elemente (welche in der Tat nachweisbar ist) sich trotz dieser Materialabgabe nicht erschöpft hat: vergleichende Messungen ergeben in der Tat, dass derselbe nach seiner ersten Anlage zunächst an Länge zunimmt, um dann schliesslich kürzer zu werden. Seine weiteren Schicksale werden im folgenden Kapitel zu schildern sein.

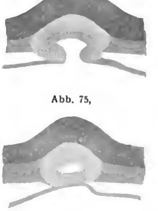


Abb. 75.

Abb. 76.

Zwei Querschnitte durch den Kopffortsatz des Meerschweinchens Abb. 76 = caudalwärts gelegener Schnitt; Chordakanal getrollen; Abb. 75 = Cranialer Schnitt, der Chordakanal bricht in das Entoderm durch (nach Lieberkühn aus O. Hertwig).

Kapitel III.

Entwicklung der allgemeinen Körperform und der Hauptorgananlagen der Wirbeltiere.

Wenn wir vom Amphioxus absehen, so finden wir in der Entwickelung sämtlicher Wirbeltiere die allgemeine Körperbildung auch der früheren Embryonalstadien von dem Dottergehalt des Keimes hochgradig beeinflusst. Es liegen in dieser Hinsicht zwei Haupttypen vor: Bei den holoblastischen Eiern der Cyclostomen, Ganoiden, Dipneusten und Amphibien werden die schwer beladenen Dotterzellen als sogenannte vegetative Hemisphäre zur embryonalen Formbildung mitverwertet und beeinflussen hauptsächlich die Vorgänge der ventralen Körperhälfte, indem sie den jungen Embryonen eine auffallend plumpe, gedrungene Gestalt verleihen. Die grösseren, nicht cellulären Dottermassen der meroblastischen Eier (und in dieser Hinsicht sich wie meroblastische verhaltenden Säugereier) werden dagegen von der eigentlichen Formbildung des Embryo vollständig ausgeschaltet, beeinflussen dagegen dieselbe insofern, als sie eine vollständige Abflachung der Keimblätter und der jungen Organanlagen bedingen. Die fortschreitende Entwickelung des letzteren Typus macht sich daher hauptsächlich dadurch geltend, dass durch entsprechende Faltenbildung (und namentlich die so-

genannte Kopf- und Schwanzfalte) der junge Keim sich immer schärfer von der Dotterkugel abhebt. Erst allmählich wird die Verbindung der eigent-

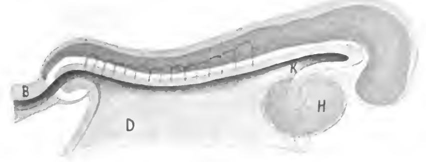


Abb. 77.
Schematischer optischer Medianschnitt durch einen jungen menschlichen Embryo Die Somiten durchschimmernd eingetragen. Das noch fast ungegliederte Gehirn zeigt nur die Scheitelkrümmung. B = Bauchstiel mit dem Allantoisgang; D = Dotterblase; H = Herzschlauch; K = Kopfdarm (nach Kollmann).

lichen Embryonalanlage mit der Dotterblase immer enger und enger, bis sie schliesslich den Charakter eines verbindenden Ganges, des Dotterganges, an-

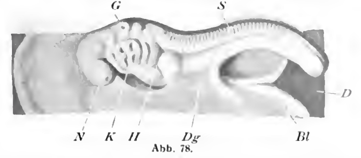


Abb. 78.
Selachierembryo mit einem Teil der ausserembryonalen Keimscheibe und Dotterkugel dargestellt. D = Dotterkugel; Dg = Dottergang; G = Gehörbläschen; H = Herz; K = Kiemenbögen; N = Nasengrube; S = Somiten (nach H. E. Ziegler).

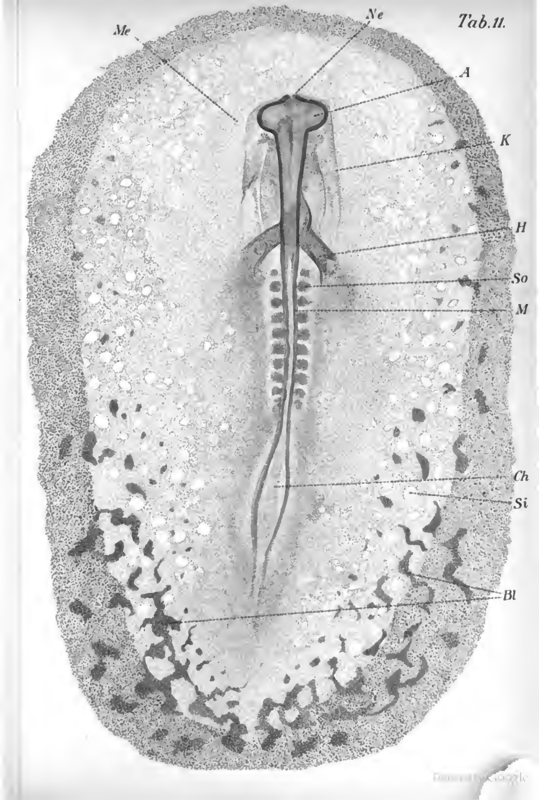
nimmt. Der Dotter verbleibt durch denselben mit der Darmanlage noch längere Zeit in direkter Verbindung, die allgemeine Körperform und die Organanlagen werden dagegen von nun an durch die als

Tab. 11.

Hühnchenkeimscheibe, ca. 40 Stunden alt. Die Anlage des Zentralnervensystems lässt Gehirnanlage und Rückenmarksanlage unterscheiden, welche noch ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Erstere und ein Teil des Rückenmarkes haben sich bereits röhrenförmig geschlossen und von der Epidermis abgeschnürt, der Rest ist noch offen. An der Gehirnanlage sind die vordere Oeffnung der Gehirnblase, — der Neuroporus ant., und die beiden grossen Augenblasen zu erkennen. Der vorderen Darmpforte aufsitzend ist die leicht nach rechts gekrümmte Herzanlage zu erkennen, welche auch durch die Medullarröhre durchschimmert (vgl. Taf. 39, Fig. 1, 2). Die Somiten sind von den Seitenplatten vollständig abgeschnürt. Die am caudalen Ende noch weit klaffenden Medullarwülste schliessen die letzte Spur des Primitivstreifens ein und lassen die Chorda durchschimmern. Die Ausbreitung des Mesoderms nach der Peripherie der Keimscheibe lässt sich aus der Ausbreitung der Anlage des Blutes resp. des Gefässystems erkennen. Mesodermfrei hat sich nur ein rundliches Feld in der Umgebung des Kopfteiles erhalten. Die Anlage des Blutes lässt sich namentlich in der Umgebung des caudalen Endes der Keimscheibe als ein System isolierter oder netzartig miteinander verbundener Blutinseln erkennen; in den seitlichen Partien der Keimscheibe sind die Anlagen der primitiven Gefässe als ein dichtes Netz mit rundlichen Löchern (sogenannte Substanzinseln) zu unterscheiden. A = Augenblasen, Bl = Blutinseln, H = Herzanlage, K = Kopffalte, Ch = Chorda, M = Medullarrine, Me = mesodermfreier Bezirk der Keimscheibe, So = Somit, Si = sogenannte Substanzinsel.

Anhängsel mit dem Embryo verbundene Dotterblase nicht weiter beeinflusst.

In der Zeit- und Reihenfolge der Anlage und Ausbildung der Organanlagen und Körperregionen machen sich bei allen Wirbeltieren bestimmte allgemeine Gesetzlichkeiten ganz durchgehend geltend. Die phylogenetisch älteren Organe legen sich im allgemeinen früher an als die später erworbenen, am frühesten das wichtigste ektodermale Organ, die Anlage des Gesamtnervensystems. Zu einer Zeit, wo das gastrale paarige Mesoderm noch kaum zur vollen Aus-


Me
Ne
A
K
H
So
M
Ch
Si
Bl

bildung gelangt und als lockere Zellage ohne jede Gliederung vorliegt, treten im Ektoderm beiderseits von der Medianebene des Keimes zwei Medullarwülste oder -Platten auf (Abb. 71), welche nach hinten sich allmählich abflachend und frei auslaufend in cranialer Richtung hufeisenförmig ineinander übergehen und den sogen. queren Hirnwulst bilden.



Abb. 79.

Embryo von Ceratodus (Dipnoer) von hinten betrachtet. Die Medullarwülste (M) grösstenteils vollständig miteinander verschmolzen, am caudalsten Ende auseinanderweichend, umgreifen den Urmund (U). Nach Verschlussdes noch offenenMedullarbezirkes entsteht aus dem Urmund der Canalis neurentericus (nach Semon).

Indem die Medullarwülste sich mit ihren lateralen Rändern immer steiler erheben, wird die Medullarrinne zwischen ihnen vertieft, bis es schliesslich zum vollständigen Verschluss derselben, zum Verschmelzen der Medullarränder in der Mittellinie und Abschnürung vom Ektoderm, kurz zur Entstehung der Medullarröhre kommt. Schon auf diesem Stadium zeichnet sich in der Regel das craniale Ende der Medullarröhre durch eine blasenförmige Auftreibung aus und lässt sich als die spätere Anlage des Gehirnes bezeichnen. Der Abschluss der Medullarröhre nach hinten bedingt einige, zuweilen komplizierte Einzelvorgänge. Die Medullarwülste laufen nach hinten flach aus, indem sie den nunmehr engen Blastoporus (resp. den Primitivknoten) bogenförmig umgreifen. Kommt es nun zur steileren Erhebung der Wülste und zum endgültigen Verschluss der Medullarröhre, so wird auch der Blastoporus, resp. sein Aequivalent, in die neuentstandene Röhre mit hineinbezogen und von der Oberfläche abgeschlossen. In Verbindung einerseits mit dem Urdarm, andererseits mit dem Hinterende der Medullarröhre, bildet der Blastoporus einen

beide Systeme verbindenden Gang und wird dementsprechend als Canalis neurentericus bezeichnet.

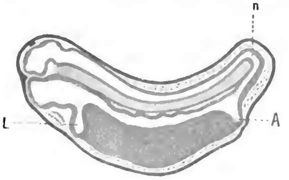


Abb. 80.
Medianschnitt durch eine Larve vom Bombinator igneus (Unke). A = Aftermembran; L = Leberanlage; n = Canalis neurentericus (nach Goette).

Diese Verbindung ist allerdings nur vorübergehender Natur und verschwindet frühzeitig infolge der Wucherung der benachbarten Organe.*)

Gleichzeitig mit den wichtigen Umgestaltungen am embryonalen Ektoderm spielen sich fundamentale Vorgänge auch am Entoderm und Mesoderm ab. Es ist hier vor allem ein axial verlaufender Zellstrang zu beachten, welcher durch Wucherung und Abschnürung aus dem bereits vorhin erwähn-

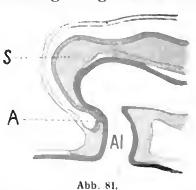


Abb. 81.
Medianschnitt durch das hintere Körperende eines Schalembryo. A = Aftermembran aus Ektoderm und Entoderm. Al = Allantoisstiel; S = Schwanzknospe (nach Bonnet).

*) Anm. Der definitive After wird caudal vom Blastoporus angelegt. Seine Ausbildung wird durch Anlage einer nur aus Ekto- und Entoderm (ohne Dazwischentreten der Mesoderms) bestehenden Aftermembran eingeleitet, welche dann zum Durchbruch gelangt.

ten Chordaentoderm entsteht und als **Chorda dorsalis** bezeichnet wird. Auf frühen Embryonalstadien vertritt die Chorda bei sämtlichen Wirbeltieren die Wirbelsäule, muss jedoch bei allen, mit Ausnahme des Amphioxus und Cyclostomen, zum Teil oder vollständig der später auftretenden Anlage der bleibenden Wirbelsäule weichen.

Die lockeren, beiderseits von der Chorda gelegenen Zellager des gastralen Mesoderms erfahren nun ihrerseits Umbildungs- und Gliederungsvorgänge,

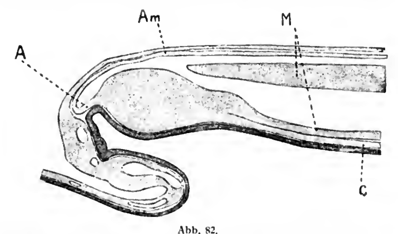


Abb. 82.

Medianschnitt durch das hintere Ende eines Schafembryo (Stadium jünger als Abb. 81). A = Aftermembran aus Ektoderm (hell) und Entoderm (dunkel) bestehend. Am = Amnion; C = Chorda; M = Boden und Dach der Medullarröhre (nach Bonnet).

welche für die Ausgestaltung des Wirbeltierkörpers von massgebender Bedeutung werden. Es wird zunächst eine, wenn auch nicht scharfe Sonderung des Mesodermes in einen medial gelegenen Streifen und lateral frei auslaufende Seitenplatten wahrgenommen. Innerhalb der ersteren tritt eine quere Gliederung des Zellmaterials auf, durch welche einzelne, abgeschlossene Zellhaufen, in der Regel echte, mit einer Höhle versehene Säckchen, die sogenannten Somiten zustande kommen. Es lässt sich auf diesen

Stadien mit besonderer Deutlichkeit die Wahrnehmung machen, dass die Sonderung der Somiten von der ungegliederten Seitenplatte noch keine vollständige ist, dass vielmehr beide Gebilde durch halsförmige Stücke zunächst noch miteinander in Verbindung bleiben und die Trennung erst auf späteren Embryonalstadien vollzogen wird.

Abb. 83.
Querschnitt durch die mittlere Körperregion eines ca. dreitägigen Huhnembryo. M = Medullarröhre; Ch = Chorda; S = Somit; H = Halsstück; Se = Seitenplatte; E = Entoderm.

Das Zellmaterial der Seitenplatten, welche bei keinem Wirbeltiere, mit Ausnahme des Amphioxus, einer queren Gliederung unterliegen, zeigt schon frühzeitig, namentlich bei einigen Anamniern, die Andeutung einer Sonderung in zwei sekundäre Blätter, zwischen denen eine zunächst unregelmässig begrenzte Höhle, das Coelom (embryonale Leibeshöhle), auftritt. Indem dieser Sonderungsprozess immer weiter fortschreitet und zum schärferen Ausdruck gelangt, entstehen aus der Seitenplatte zwei epitheliale Blätter, deren äusseres als Somatopleura sich der Innenfläche der Ektodermes innig anschliesst, das innere in analoger Weise in enge Verknüpfung mit dem darunter liegenden Entoderm tritt (Splanchnopleura).

Die zwischen beiden Blättern eingeschlossene Coelomhöhle hat, auf einem Querschnitt betrachtet, eine annähernd keil-

förmige Gestalt mit lateralwärts gerichteter Kante und etwas abgerundeter, medianwärts gelegener Basis. Es besteht somit auf allen Entwickelungsstadien ein kontinuierlicher Uebergang beider Pleurablätter ineinander und ein allseitiger Abschluss des Coeloms.

Obwohl die bereits geschilderten Vorgänge am Ektoderm, Mesoderm und Chordaentoderm bei sämtlichen Wirbeltieren in prinzipiell ganz ähnlicher Weise vor sich gehen, weisen die ersten Formbildungsvorgänge des Darmentodermes bedeutende Divergenzen auf, je nachdem der Embryo zum meroblastischen oder holoblastischen Typus gehört. Es geht bereits aus der Betrachtung der Gastrulationsvorgänge hervor, dass die Darmhöhle der holoblastischen Embryonen schon von ihrer ersten Entstehung ab einen allseitigen cellulären Abschluss besitzt, dass somit gleichzeitig mit der dorsalen, scharf epithelial begrenzten Darmwand, eine seitliche und ventrale, wenn auch nur aus lockeren Zellhaufen bestehende gebildet wird. Hand in Hand mit der Resorption und Umgestaltung der dotterhaltigen Zellen der Darmwand geht nun auch die definitive Ausbildung der bleibenden Darmröhre vor sich. Dem Urdarm und dem daraus entstehenden Darmtraktus der meroblastischen Eier fehlt dagegen auf jungen Entwickelungsstadien jeder celluläre ventrale Abschluss, welcher vielmehr durch Dottermassen oder Dottersyncytium ersetzt wird. Das flach über den Dotter ausgebreitete Entodermblatt zeigt erst auf vorgerückteren Stadien eine axial verlaufende nach aussen konvexe Rinne, die Darmrinne, welche als erste Anlage der späteren Darmröhre auftritt und erst durch einen, der Abschnürung der Medullarröhre analogen Vorgang in eine vollständige Darmröhre umgewandelt wird. Verfolgen wir die Beziehungen der eigentlichen Embryonalanlage zur Dotterkugel in bezug auf den letzterwähnten Punkt, so sehen wir, dass die Aus-

Tab. 12.

Fig. 1. Teil eines Schnittes durch eine junge Hühnerkeimscheibe (in den ersten Stunden der Bebrütung). Der Keim ist durchgehend zweiblätterig, Primitivstreifen noch nicht angelegt.

Das Ektoderm ist regelmässig epithelial gestaltet, das Entoderm besteht noch aus einer losen Lage kugeliger, dotterhaltiger Zellen.

Fig. 2. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Hühnchens (Stadium etwas jünger, als Taf. 10, Fig. 1). Das Ektoderm, welches am weitesten peripherwärts sich über die Dotteroberfläche ausbreitet, läuft frei mit einem etwas verdicktem Umwachsungsrand aus. In der Gegend des Primitivstreifens wird das epitheliale Gefüge des Ektodermes an seiner Innenseite gelockert, indem derselbe hier als Proliferationsherd für massenhaft auswandernde und sich zwischen Ektoderm und Entoderm ausbreitende Zellen des Mesoblast erscheint. Das Entoderm besteht aus einer Lage abgeflachter, untereinander verbundener Zellen. Die Beziehungen des Entoderms am Rand der Keimscheibe zum anliegenden Dotter ergeben sich aus Fig. 4.

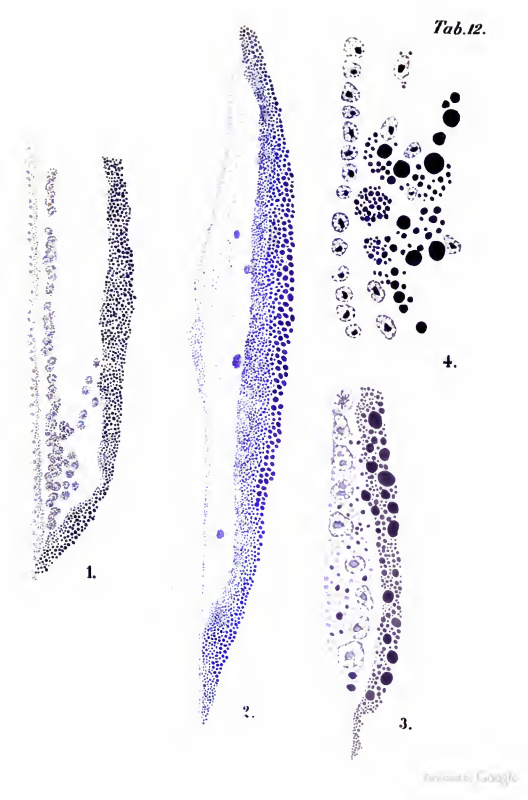
Fig. 3. Freier Rand der Keimscheibe bei starker Vergrösserung. Gegen die Medianebene der Keimscheibe nimmt das Ektoderm an Dicke bedeutend zu.

Fig. 4. Rand des Entoderms der Fig. 2 bei starker Vergrösserung. Das Ektoderm besteht aus einer Lage regelmässiger cubischer Zellen. Von dem Entodermblatt sind (rechts) zwei grössere etwas abgeflachte Zellen zu sehen, welche kontinuierlich mit einer grösseren dotterhaltigen Plasmamasse zusammenhängen. In derselben zwei Kerne sichtbar, ausserdem im Dotter zerstreut einzelne unregelmässige Plasmazüge und Kerne, welche eine Art Randsyncytium bilden.

Durch Verflüssigung des Dotters bildet sich unterhalb des Entodermes eine geräumige „Subgerminalhöhle" aus, in welcher einzelne Dotterkugeln zerstreut sind.

---

gestaltung der Darmröhre aus dem flach ausgebreiteten Entoderm sich auf den eigentlichen Abschnürungsvorgang in sagittaler Richtung durchaus nicht


1.
2.
3.
4.

beschränkt, vielmehr noch zwei weitere Momente involviert. Durch bedeutendes Längenwachstum der Embryonalanlage kommt es schon relativ frühzeitig dazu, dass sowohl das Kopf- als das Schwanzende frei über den Dotter hervorragen und, da auch das Entoderm im Wachstum den übrigen Blättern nicht nachsteht, sackartig abgeschlossene Fortsätze der im übrigen flächenhaften Darmhöhle, als sog. Kopfdarm und Schwanzdarm in sich einschliessen (Abb. 77). Indem durch weitere Längenzunahme des Embryo das Grössenverhältnis zwischen den frei über der Dotterkugel hervorragenden und den mit der letzteren verbundenen Körperabschnitten sich zu gunsten der ersteren immer mehr verschiebt und gleichzeitig die noch offenen Abschnitte der Darmrinne in der oben bezeichneten Weise zum Verschluss gelangen, wird schliesslich der ganze Darmtraktus röhrenförmig bis auf einen immer dünner werdenden Dottergang.

Die Verhältnisse der Dotterverteilung im Ei üben einen bestimmenden Einfluss auch auf die Ausgestaltung der Leibeshöhle des Embryo aus. Indem in den holoblastischen Eiern schon relativ frühzeitig die Seitenplatten in der ganzen Ausdehnung der Embryonalanlage zwischen Ektoderm und Entoderm vordringen und in der ventralen Mittellinie aneinanderstossen, resp. miteinander verschmelzen, kommt es unmittelbar nach dem Auftreten der Coelomspalte innerhalb der Seitenplatte zu einer Ausbildung der Leibeshöhle, wie sie dem bleibenden Zustande innerhalb der Wirbeltiere entspricht. Es ist dagegen ohne weiteres ersichtlich, dass das Ausbreiten der Seitenplatten über den Dotter hinweg nur ein Ereignis der späteren Stadien der Entwickelung sein kann. Es wird aber dadurch bei meroblastischen Eiern ein Zustand der Coelomhöhle erzeugt, welcher dem holoblastischen Typus nicht zukommt. Die Dotterkugel, welche ursprünglich nur von dem in seiner Ausbreitung den übrigen Keim-

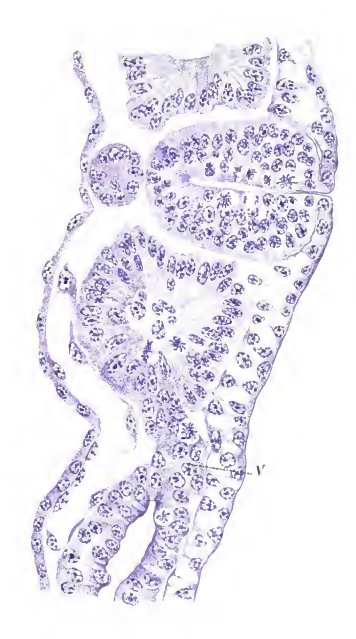
Tab. 18.

Querschnitt durch einen Hühnerembryo, Stadium etwas älter als das in der Tafel 11. Der Schnitt ist dem vorderen Drittel des Körpers entnommen. Starke Vergrösserung. Das Ektoderm besteht aus unregelmässigen Zellen mit feinen Ausläufern, dazwischenliegenden grossen Vacuolen. Die Medullarröhre ist im Begriff, sich vollständig zu schliessen und ist mit dem Ektoderm nur durch eine schmale Zellbrücke verbunden. Zahlreiche karyokinetische Figuren ausschliesslich an der Innenwand der Medullarröhre, dem Zentralkanal anliegend. Die Somiten stehen mit den Seitenplatten vermittelst des sogenannten Halsstückes noch in Verbindung. In der Somitenhöhle einzelne unregelmässig gestaltete Zellen (sogenannter Somitenkern, Eigentümlichkeit der Amniotenkeime). An der Aussenseite des Halsstückes eine Zellknospe, die erste Andeutung eines Vornierentrichters. Dem Entoderm dicht anliegend ein epithelialer Schlauch, — die noch paarige Aorta. V = Vornierenanlage.

---

blättern vorauseilenden Ektoderm umgeben war, wird von den vordringenden Seitenplatten von ersterem abgedrängt und kommt, nach vollständiger Umwachsung der Seitenplatten, in eine, wenn auch spaltförmige zwischen den zwei Mesodermblättern befindliche Höhle zu liegen (vgl. Schemata A u. B). Es entsteht somit bei den meroblastischen Eiern, abgesehen von einer der eigentlichen Embryonalanlage gehörigen Leibeshöhle, ein ausserembryonales, natürlich rein vergängliches Exocoelom. Die Verhältnisse des Exocoeloms der Amnioten komplizieren sich in hohem Masse durch Ausbildung der Eihäute und anderer Embryonalanlagen, auf die wir im nächsten Kapitel eingehen werden.

Wenn wir nun einen Wirbeltierembryo in einem Stadium betrachten, wo die Beziehungen desselben zum Dotter, abgesehen von der Anwesenheit eines


V

mehr oder weniger breiten Dotterganges, gelöst sind, so sind auf einem Querschnitt die Anlagen sämtlicher Organanlagen, somit auch die typische Topographie des Wirbeltierkörpers ziemlich frühzeitig zu erkennen. Wir wählen als Beispiel einen Selachierembryo, an welchem die Verhältnisse in besonders übersichtlicher Form auftreten: Das Ektoderm, welches als Epidermis den embryonalen Körper allseitig umgibt, hat ausserdem die Anlage zum Zentralnervensystem geliefert. Unterhalb der Medullarröhre ist die bereits auf der Höhe ihrer Ausbildung befindliche, aus grossen blasigen, pflanzenähnlichen Zellen bestehende Chorda zu erkennen, welche ihren Ausgang aus dem Chordaentoderm genommen hat. Das Entoderm selbst ist in eine epitheliale Röhre umgewandelt, welche durch später entstehende Gliederung sämtliche Organe des Verdauungstraktus aus sich entstehen lässt. Die Gliederung des Mesodermes in seine segmentalen Abschnitte, die sogenannten Somiten und das Coelom ist nunmehr vollendet. Durch Vergleich der etwas jüngeren Embryonalstadien überzeugen wir uns ausserdem, dass das vergängliche, beide Anlagen verbindende Halsstück in innige Beziehungen zur Anlage des uropoetischen Systems tritt und mit dem Namen Nephrotom belegt wird. An dem Querschnitte lassen sich ausserdem die später näher zu erörternden Gefässanlagen erkennen.

Abgesehen von den aufgezählten rein epithelialen Organanlagen finden wir den embryonalen Körper von eigentümlichen, aus einzelnen locker gefügten, amoeboid beweglichen Zellen aufgebaut, welche als Mesenchym bezeichnet werden und vornehmlich aus verschiedenen Bezirken des Mesodermes ihren Ursprung nehmen. Durch lebhafte Vermehrung und gesetzmässige Einordnung in scharf umschriebene Bezirke und Schichten werden die Mesenchymzellen zum Mutterboden der sogenannten Bindesubstanzen des Körpers, wie verschiedene

Tab. 14.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Hühnerembryo aus der Mitte des dritten Tages (mittlere Körperregion). Im Vergleich zum vorangegangenen Stadium ist vor allem zu beachten, dass neben rein epithelial sich erhaltenden Anlagen auch lockere Mesenchymmassen aufzutreten beginnen und als deren Ursprungsstätten die beiden Mesodermblätter, die Somato- und Splanchnopleura, zu erkennen sind.

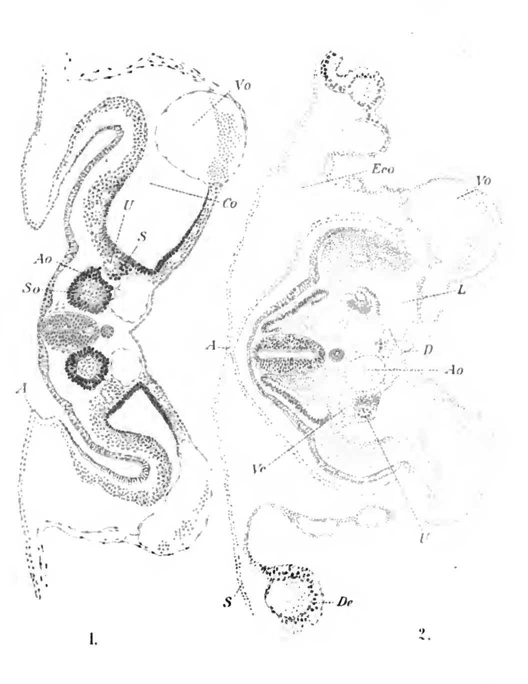
Beiderseits erheben sich seitliche Amnionfalten, welche der Medianebene zustreben und in Fig. 2 bereits zur Verschmelzung gelangen. Die Somiten haben sich von den Seitenplatten vollständig getrennt, die mesenchymatös zerfallenden Halsstücke sind jedoch noch als solche von der medialen Seite dem Urnierengange anliegend zu erkennen.

Zwischen Somiten und Entoderm die paarigen Aorten sichtbar. Das Entoderm zeigt die erste Andeutung einer nach oben gerichteten Darmrinne.

Fig. 2. Hühnerkeim, Ende des dritten Tages. Die seitlichen Amnionfalten in der Medianebene untereinander verlötet. Die ektodermalen Teile des Amnion von links und rechts miteinander zu einer einheitlichen Lamelle verschmolzen; zwischen den mesodermalen Amnionfalten noch ein geringer Abstand. Sind auch die mesodermalen Blätter von beiden Seiten entsprechend zur Verlötung gelangt, so erfolgt die Loslösung der zweiblättrigen Serosa von dem allseits umschlossenen Amnion (vgl. Taf. 28, Fig. 1). Der ganze Keim ist ziemlich gleichmässig mit Mesenchym ausgefüllt. Die mediale Wand der Somiten hat sich, bis auf ihren untersten Abschluss mesenchymatös aufgelöst (sogenanntes Sclerotom). Die Residuen des Halsstückes als dichtes, den Urnierengängen anliegendes Gewebe, das sogenannte nephrogene Gewebe, erkennbar. A = Amnion, Ao = Aorta, Co = Coelom, D = Darmrinne, De = Dotterepithel, Eco = Exocoelom, L = Leibeshöhle, S = Urnierenstiel, So = Somit, U = Urnierengang, Vc = Vena cardinalis, Vo = V. omphalomesaraica.

Bindegewebsarten, Knochensystem, Cutisblatt der Haut, auch glattes Muskelsystem usw.

Die Entstehung der Mesenchymelemente im Embryonalkörper lässt sich zum Teil recht befriedigend verfolgen, indem sie in manchen Fällen auf aller-


Vo
Co
U
S
Ao
So
A
1.
Eco
Vo
L
A
D
Ao
Ve
U
S
De
2.

früheste Entwickelungsstufen zurückgreift. Als klassisches Objekt dieser Art kann die junge Gastrula verschiedener Echinodermen gelten, wo man am lebenden Objekt deutlich wahrnehmen kann, wie einzelne Zellen sich aus dem epithelialen Verband der Gastrulawand lösen und in das Innere der Keimhöhle hineinwandern, um sich innerhalb derselben in lose Haufen zu sammeln. Im Wirbeltierkörper sind es namentlich vor allem die verschiedenen Abschnitte des Mesodermes, deren epitheliale Elemente durch Wucherung und Auflösung ihres epithelialen Verbandes reichliches Mesenchym liefern. Als besonders wichtige Stellen der Mesenchymwucherung sind das sogenannte Sklerotom, das Cutisblatt der Somiten und die beiden Blätter des Coeloms zu verzeichnen. Die vielfach aufgeworfene Frage, ob aus Mesenchymelementen auch echte epitheliale Gebilde oder Organe entstehen können, muss, soweit ersichtlich, im positiven Sinne beantwortet werden.

Der in seinen allgemeinen Zügen entworfene (vergl. Taf. 15) Querschnitt durch den embryonalen Wirbeltierkörper kann längere Zeit hindurch auf jede beliebige Region desselben Anwendung finden und zwar solange, als die weitere Ausbildung der Derivate des Entodermes und des Gefässystems keine speziellere Gliederung in die einfachen Verhältnisse hineingebracht haben. Eine spezielle, sehr frühzeitige Ausbildung und Gliederung erlangen dagegen die Kopfregion und zum Teil auch hintere Körperregion sämtlicher Wirbeltierembryonen. Es kann als allgemeine Regel gelten, dass der Kopf in seiner Entwickelung dem übrigen Körper mindestens in manchen Beziehungen vorauseilt und namentlich durch seine bedeutenden Grössenverhältnisse bei den meisten Wirbeltieren dem Embryo sein typisches Gepräge verleiht. Durch die blasenförmige Auftreibung des Vorderendes der Medullarröhre wird die Kopfbildung eingeleitet. Zunächst in der Fortsetzung der Längs-

Tab. 15.

Querschnitt durch einen Selachierembryo (vergl Abb. 86), zur allgemeinen Uebersicht des Körperbaues eines älteren Wirbeltierembryo.

Die Hautbedeckung noch rein epithelial, sogenannte Epidermis. Aus dem äusseren (Cutis) Blatt der Somiten wandern zahlreiche mesodermale Zellen aus, welche das Material zur Bildung der eigentlichen Lederhaut (Corium, Cutis) liefern. Das innere (Muskel) Blatt der Somiten ist in seinen dorsalsten und ventralsten Teilen noch rein epithelial, im mittleren Teil hat die Bildung der Muskelfasern bereits begonnen. Die ventralen Enden der Myotome, von denen sich epitheliale Knospen abschnürten, reichen bereits ziemlich weit ventralwärts und führen somit das Material für die Muskulatur der Bauchwand mit sich.

Vom Zentralnervensystem sind das noch rein epitheliale Rückenmarksrohr, Spinalganglien, ventralwärts ziehende periphere Nervenstämme und sympathische Ganglien des Grenzstranges mit den Rami communicantes zu erkennen.

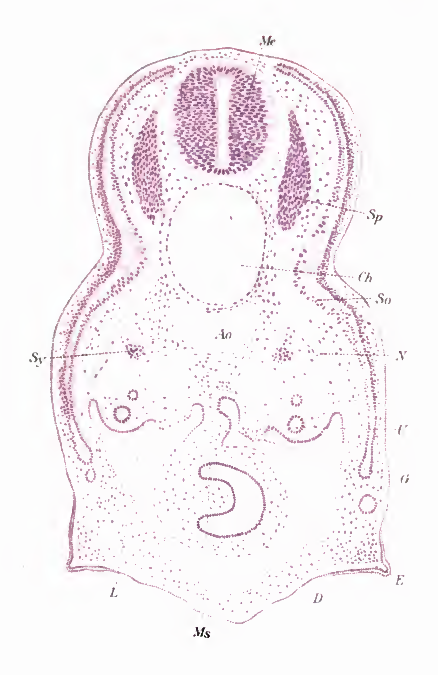
Die Keimdrüse zieht durch die Längsachse des Körpers als eine in die Leibeshöhle vorspringende Keimleiste. Die Darmwand ist noch rein epithelial, zwischen Serosa und Epithel ist jedoch reichliches Mesenchym angesammelt, welches den Mutterboden für die übrigen Schichten des Darmtraktus darstellt.

Ch = Chorda, D = Darm, E = Extremitätenknospe, G = Keimdrüse, L = Leibeshöhle, Ms = Mesenterium, N = Nervenstamm, Sp = Spinalganglien, So = Somit, Sy = Sympaticusganglion, U = Urnierengang.

---

achse des Embryo gelegen, wird die Vorderhirnblase und mit ihr zusammen die Kopfanlage ziemlich frühzeitig mit dem Vorderende ventralwärts gekrümmt, wodurch die typische Scheitelkrümmung entsteht, welche für die Kopfgestaltung der Wirbeltierembryonen von besonderer Wichtigkeit wird. Ein medialer Sagittalschnitt auf einem entsprechenden Entwickelungsstadium zeigt uns, dass die Scheitelkrümmung das Vorderende der Chorda markiert, der praechordal gelegene Kopfabschnitt durch die ziemlich voluminös gewordene Vorderhirnblase eingenommen wird. Durch eine ziemlich be-

Tab. 15.



deutende Entfaltung des von der Scheitelkrümmung getroffenen Gehirnabschnittes, des sogenannten Mittelhirnes, gewinnt der Kopf der Amniotenembryonen, aber auch derjenige der Selachier ein eigentümliches Aussehen, indem die Mittelhirnblase als grosser haubenförmiger Fortsatz dem Kopfe aufzusitzen scheint und die oberste Spitze markiert (Abb. 84, 85, 86; Taf. 16, Fig. 1).

Der, sämtlichen Wirbeltieren zukommenden höchst wichtigen Scheitelkrümmung gesellt sich bei den Amnioten noch eine zweite, weniger ausgesprochene Nackenkrümmung hinzu, welche den Kopf noch stärker ventralwärts herunterdrückt und ihn in unmittelbare Berührung mit der durch die Herzanlage stark aufgetriebenen ventralen vorderen Bauchwand bringt.

Abb. 84
Menschlicher Embryo; Amnion bis an den Umschlagrand abgeschnitten; Am = Amnion, B = Bauchstiel; D = Dottergang; G = Gehörsbläschen; H = Herzschlauch; HE = hintere Extremität; I—III = Kiemenbögen; M = Mundhöhle; S = Stirnfortsatz; VE = vordere Extremität (nach His)

Die Gliederungen des Vorderdarmes im Bereiche des Kopfes sind ebenfalls sehr weittragender Natur. Indem das blindsackartige kraniale Ende desselben sehr weit nach vorne reicht, stösst es schliesslich, ventralwärts und nach vorne von der Scheitelkrümmung an das Ektoderm unmittelbar an. Letzteres bildet seinerseits eine ziemlich tief werdende Mundbucht, wodurch durch inniges Aneinanderlegen der beiden epithelialen Blätter eine dünne Rachenmembran resultiert, durch deren später eintretenden Riss ein geräumiger Ein-

Tab. 16.

Fig. 1. Hühnchenembryo vom fünften Bebrutungstage, lebend. Der Embryo wurde samt Gefässhof vom Dotter abgehoben und von unten (von der Dotterseite aus) gezeichnet. Da der Embryo sehr tief unter das Niveau der äusseren Oberfläche des Eies einsinkt, ragt er bei Betrachtung von der Dotterseite stark vor, resp. stülpt die dünne Lamelle des Gefässhofes vor sich und scheint an der Unterfläche des Gefässhofes zu liegen. Am Embryo Scheitel- und Nackenkrümmung unterscheidbar. Das Auge schimmert bläulich durch. Extremitäten knospenartig. Das Herz vermöge seines Blutgehaltes dunkelrot durchschimmernd. Von der Mitte des Körpers ausgehend zwei Dotterarterien, deren Verzweigungen sich in das venöse circuläre Randgefäss ergiessen und durch die vordere und hintere Dottervene des Embryo zurückgeführt werden.

Fig. 2. Foetus vom Meerschweinchen aus der letzten Schwangerschaftszeit. Die Uteruswand wurde bis auf einen geringen Rest entfernt. Der Foetus liegt im durchsichtigen Chorion laeve, vermittelst der discoidalen Placenta an die Uteruswand angeheftet. In der nächsten Umgebung der Placenta sind an der Chorionoberfläche kleine, rudimentäre Zotten erkennbar.

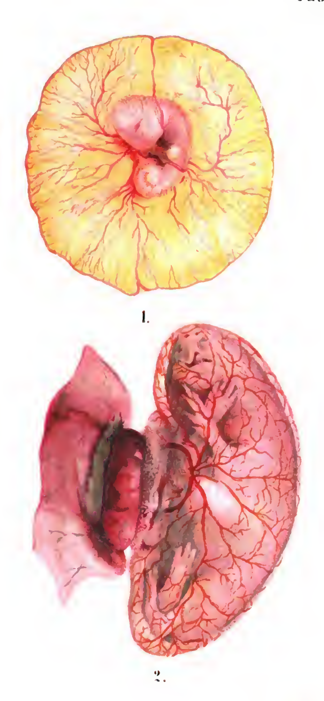
---

gang in die Mundhöhle geschaffen wird (Taf. 40, Fig. 1 u. 2).

Betrachten wir nun den Kopfdarm auf einem Frontalschnitt, so sehen wir ziemlich frühzeitig an demselben seitliche, nach aussen gerichtete Ausbuchtungen auftreten, welche, ähnlich wie in der Mundregion, dem Ektoderm unmittelbar anstossend, sogenannte Kiementaschen und nach Durchbruch der Kiemenmembran, Kiemenspalten bilden (Taf. 22, Abb. 84).

Die zwischen je zwei Kiemenspalten gelegenen Gewebestreifen, welche, wie sich aus dem weiteren ergeben wird, Mesenchymgewebe und Gefässe einschliessen, werden ihrerseits als Kiemenbögen unterschieden. Durch ziemlich frühzeitig auftretende Knorpelbildung innerhalb derselben werden die Kiemenbögen zu wichtigen Grundlagen für die Weiterbildung des ganzen Gesichtsschädels.

Tab. 16.



Durch das Auftreten des Kiemenapparates wird innerhalb des embryonalen Kopfes eine scharfe Sonderung zwischen dem, das Gehirn umschliessenden Bereich des Promordialkraniums und dem die Um-

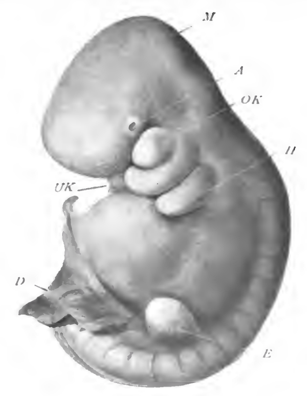


Abb. 85.

Kaninchemembryo von ca. 2 mm Länge. A = Augengrübchen (offener Linsensack); D = Dotterblase; E = vordere Extremität; H = Hyoidbogen; M = Mittelhirnhöcker; OK, UK = Ober- und Unterkieferfortsatz des Kieferbogens.

gebung und Begrenzung des Kopfdarmes bildenden Visceralskelett gegeben. Zur definitiven Ausgestaltung des Kopfreliefs gehören aber noch einige wichtige Anlagen. Durch starke Wucherung des das Vorderende der Gehirnblase einhüllenden Mesenchyms wird die Mundbucht in kranialer Richtung

durch einen mächtig vorspringenden Stirnfortsatz umgrenzt. Die gleichzeitig in derselben Region auftretende Anlage des Riechorgans, zunächst als Riechplatte, dann als Riechgrube, vervollständigt das

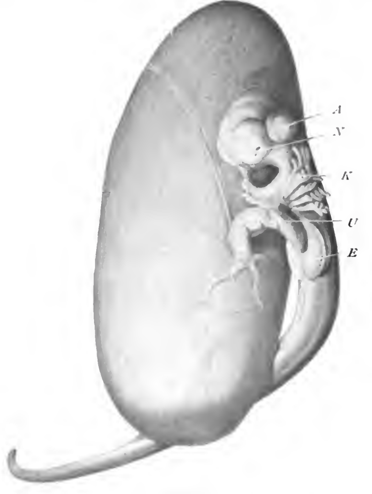


Abb. 86.

Embryo eines Selachiers (Pristiurus mel.) mit seiner Dotterkugel (vgl. Taf. 15 Querschnitt). A = Auge; E = Extremitäten; K = Kiemen; N = Nasenkapseln; U = Nabelschnur).

Bild (Abb. 88). Zu gleicher Zeit entstehen aus der Vorderhirnblase zwei lateralwärts gerichtete Augenblasen, welche nach Abschnürung der Linse von der Epidermis höckerartig vortretend, die Ecken zwischen dem lateralen Rande des Stirnfort-



Abb. 87.

Menschlicher Embryo von 11 mm Länge nach Hochstetter (aus Hertwig).

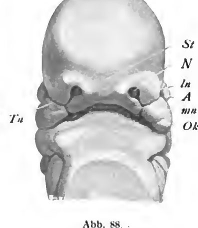


Abb. 88.

Kopf eines Hundembryo von vorne betrachtet. A = Auge; ln = } lateraler und medi- mn = } aler Nasenfortsatz; N = Nasenloch; Ok = Oberkieferfortsatz; St = Stirnfortsatz; Tn = Tränennasengang (nach O. Schultze).

satzes und dem sogenannten Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens einnehmen (Abb. 87 u. 88). Von diesen, zunächst noch einfachen und sämtlichen Wirbeltieren zukommenden Anlagen, nehmen die weiteren zur Ausbildung der typischen Physiognomie führenden Prozesse ihren Ausgang, deren eingehendere Schilderung dem speziellen Teil dieses Buches vorbehalten bleibt.

Kapitel IV.

Dotterorgane und embryonale Hüllen der Wirbeltiere.

Die Einteilung der Wirbeltiere in zwei grosse Gruppen der Anamnier und Amnioten deutet schon an und für sich an, wie tief in den ganzen Entwickelungsgang die Anwesenheit oder das Fehlen des Amnions und, mit ihm verknüpft, der anderen foetalen Anhänge eingreift; es ergibt sich aber des weiteren, dass das Auftreten derselben innerhalb der Wirbeltierreihe als Ausfluss tiefliegender und durchgreifender Modifikationen im Bau und physiologischen Lebensbedingungen ihrer Träger erfolgt. Das hauptsächliche Moment, welches die Notwendigkeit des Auftretens der Eihäute und der übrigen foetalen Anhänge bedingt, ist das Vertauschen des Wasseraufenthaltes gegen den Landaufenthalt auch während der embryonalen Entwickelungszeit. Ist das Ei zur Entwickelung im Wasser bestimmt, so sind die zarten embryonalen Gewebe des grössten Teiles ihres Eigengewichtes und der deformierenden Wirkung des letzteren enthoben und gleichzeitig dem Embryo die Möglichkeit zur freien, ungehinderten Bewegung nach dem zuweilen frühzeitigen Ausschlüpfen aus der Eischale resp. Gallerthülle gegeben. Die Eier der Landtiere, welche in keinem Entwickelungsabschnitt mit einem flüssigen Aussen-

medium in Berührung kommen, wären der zwei erwähnten, wohl sehr wesentlichen Vorzüge beraubt, wenn nicht frühzeitig genug eine allseitig geschlossene, mit einer Flüssigkeit — sogenanntem Fruchtwasser gefüllte Blase, das Amnion, aus den embryonalen Geweben um den Embryo selbst entstünde, welche den nötigen Anforderungen vollauf genügt. Die Entstehung des Amnion ist durch diese Momente vollständig ausreichend erklärbar. Es kommt nun aber noch ein weiterer Umstand hinzu, welcher die Entstehung weiterer foetaler Organe zur Notwendigkeit macht. Die Sauerstoffquelle, welche den im Wasser lebenden Embryonen im umgebenden Medium gegeben ist und von denselben durch frühzeitig erfolgende Kiemenanlage ausgenützt werden kann, fehlt selbstverständlich den ausserhalb des Wassers lebenden Embryonen. Es entwickeln sich dementsprechend keine Kiemenanlagen als Respirationsorgane; da aber auch die Lunge für diesen Zweck unter den gegebenen Bedingungen — völligen Abschluss des Embryo von direkter Verbindung mit der Aussenwelt durch Amnion usw. — untauglich wäre, muss ein spezielles Organ ins Dasein gerufen werden, welches den nötigen Gaswechsel des Blutes gewissermassen ausserhalb des embryonalen Körpers in einem ziemlich entlegen embryonalen Organe besorgt. Die embryonalen Blutgefässe gelangen nämlich vermittels des sogen. Allantoiskreislaufes in spezielle Bezirke des Embryo, welche mit Sauerstoffquellen in möglichst innige Berührung kommen. Für das Sauropsidenei ist dies die Innenseite der Eischale, für Säuger die Blutgefässe des mütterlichen Uterus. Als vermittelnde und, bei den Säugern, befestigende Organe für den eben erwähnten Zweck funktionieren die Serosa (der Sauropsiden), resp. das Chorion (der Säuger) und die Allantoisblase mit ihren Gefässen.

Wenn man ausserdem berücksichtigt, dass sämt-

liche Amnioten sich nach meroblastischem Typus entwickeln, muss, um das Bild der foetalen Organe zu vervollständigen, noch der Dotterblase samt Dottergang gedacht werden.

Das Amnion stellt in seiner fertigen Form eine dünne, durchsichtige, wenn auch ziemlich resistente zweiblättrige Membran mit eingestreuten Muskelzellen dar. Seine Zusammensetzung aus einem Mesoderm- und Ektodermblatt wird verständlich bei Betrachtung seiner Genese.

Das Amnion entsteht entweder durch Faltenbildung des Blastodermes (sämtliche Sauropsiden, die meisten Säuger) oder durch Bildung einer abgeschlossenen, zunächst noch unregelmässig begrenzten Höhle innerhalb einer stark gewucherten Zellmasse (manche Säuger, wahrscheinlich auch Primaten und Mensch).

Abb. 89.

Embryo eines Vogels. — Kopf und ein Teil des Rumpfes von Amnion umumschlossen, im hinteren Körperteil Amnion weit klaffend; Am. N = Amnionnaht; Au = Auge; G. = Gehörbläschen (nach Schauinsland).

Beim ersten Modus der Amnionbildung erheben sich rings um den noch flach gestreckten Embryo ektodermale Falten, und zwar eine transversale, vor dem Embryo gelegene und nach hinten wachsende Kopffalte, sagittal verlaufende Seitenfalten und eine etwas später auftretende und weniger konstante Schwanzfalte. Indem

erstere in ihrem Wachstum nach hinten, die seitlichen gegen die Mittellinie streben, entsteht frühzeitig durch eine Art Nahtverschluss derselben eine Kappe, welche zunächst das Kopfende des Embryo, von da aus weiter fortschreitend den ganzen Embryo, häufig unter Bestehenbleiben eines hinteren Amnionganges oder Kanals bedeckt (Abb. 89). Die Verhältnisse der Zusammensetzung des Amnion aus den verschiedenen Keimblättern werden insofern kompliziert, als wohl allgemein zur Zeit des Auftretens des Kopfamnions, der betreffende Keimbezirk noch zweiblättrig ist, indem er beiderseits flügelartig von Mesodermflügeln umgeben wird. (Vgl. Taf. 11.) Die Kopffalte entsteht somit aus Ektoderm und Entoderm und da diese Zusammensetzung von nur vorübergehendem Bestande ist, wird dieser Zustand des Amnions als Proamnion bezeichnet (Taf. 40, Fig. 1, 2, Abb. 97). Es dringt jedoch schliesslich das Mesoderm samt dem Exocoelom auch in das Proamnion hinein, wodurch das Entoderm zurückgedrängt und die definitive Zusammensetzung des Amnions geschaffen wird. Die nach Verschluss der Seitenfalten entstandene allseits abgeschlossene Amnionhöhle nimmt stark an Umfang zu und zwar, indem sie sich immer tiefer auf die ventrale Seite des Embryo vordrängt, die ventralen Ränder der Bauchdecke in die Mittellinie drängt und schliesslich den Körper bis auf den sogen. Amnionnabel von allen Seiten umgibt. Der sagittal verlaufende Nahtverschluss des Amnions ist eine rein vorübergehende Bildung. Indem die korrespondierenden Blätter von rechts und links miteinander völlig verschmelzen, die übrigen Verbindungen sich dagegen lösen, wird das Amnion von der Oberfläche völlig getrennt, unter gleichzeitiger Entstehung einer zweiten, oberflächlichen ekto-mesodermalen Hülle des Keimes, der sogenannten Serosa (Taf. 14, Fig. 2 und Taf. 28).

Tab. 17.

Querschnitt durch einen trächtigen Uterus der Katze (aus dem kreisförmigen Schnitt durch die Wand ist nur ein Segment derselben mit dem anliegenden Embryo dargestellt. Der Embryo war auf dem betreffenden Stadium stark gekrümmt und ist daher im Schnitt zweimal, beidemale etwas schräg, getroffen. Oben hintere Körpergegend mit dem im Längsschnitt getroffenen Allantoisgang und Allantoisblase. Unten trifft der Schnitt die mittlere Körperregion. Die noch ziemlich flache Darmrinne läuft ganz allmählich in die Wand der noch sehr voluminösen Dotterblase, von welcher nur ein Teil dargestellt ist.

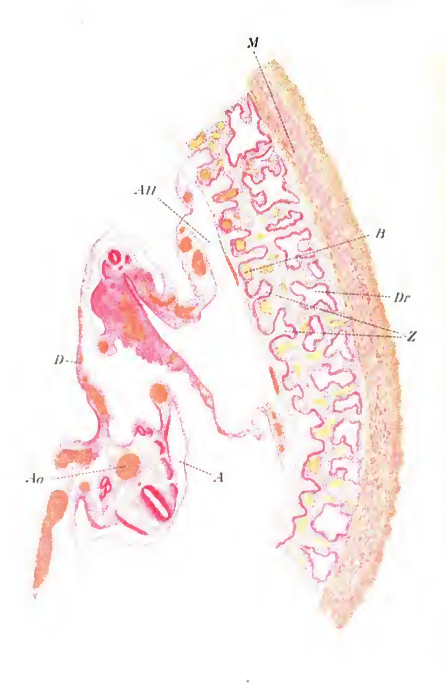
Zu beachten sind das gegenseitige Verhältnis des Dotterkreislaufes und der Allantois (Nabelkreislaufes). Die Dotterblase ist noch sehr voluminös und dementsprechend reich vascularisiert. Das Bild bietet daher die grösste Aehnlichkeit mit entsprechenden Verhältnissen der Sauropsiden (vgl. Taf. 14, Fig. 2 u. Taf. 18, Fig. 2).

Die Versorgung der Allantois mit Blutgefässen ist ebenfalls eine reichliche. Die Allantois steht im Begriffe, die Serosa zu vascularisieren, worin ebenfalls vollständige Analogie mit den Verhältnissen bei Sauropsiden herrscht. Bei Vergleich der Taf. 17 u. 18, Fig. 2 kann man die vollständige Uebereinstimmung der Serosa des letzteren mit dem jungen Chorion der Säuger konstatieren. Die progressive Entwickelung des letzteren ist jedoch an dem Vortreiben der Zotten zu erkennen, welche einen Ueberzug aus Ektodermepithel und eine Achse aus lockerem Mesoderm besitzen, aber vorläufig noch gefässlos sind. Die gefässtragende Allantois legt sich in beiden Fällen der Serosa resp. dem Chorion innig an.

A = Amnion, All = Allantois, Ao = Aorta, B = Blutgefäss des mütterlichen Uterus, D = Dotterblasenwand, Dr = erweiterte Drüsenräume des Uterus, M = Muscularis, Z = Zotten.

Wie aus dem Entstehungsvorgange ersichtlich, besteht die Serosa aus einem Ektoderm- und einem Mesodermblatt, dem Somatopleura. Der periphere Abschluss der Serosa hängt von der Ausdehnung des Coeloms nach der Peripherie ab und nimmt ständig mit dem Weiterwachstum der letzteren zu. Ist das Fortschreiten des Coeloms soweit gediehen, dass die ganze Dotterkugel vom Splanchnopleura, der ekto-

Tab. 17.



dermale Ueberzug des Keimes vom Somatopleura (von innen) bedeckt wird, so ist die vollständige, allseitige Ablösung der Serosa vom Keime, der endgültige Zustand des ersteren vollzogen (Schemata A und B, S. 74). Es ist allerdings zu berück-

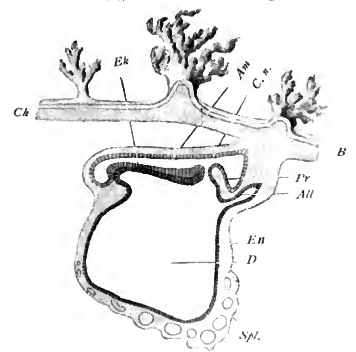


Abb. 90.
Medianschnitt durch eine menschliche Frucht (vergl. Abb. 70) (Schematisch). Am = Amnionhöhle; B = Bauchstiel; All = Allantoisgang; Ch = Chorion (Serosa) mit Zotten; C. n. = Canalis neurentericus; Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Spl. Mesodermaler Ueberzug der Dotterblase (D) mit den ersten Blutgefässen; Pr. = Primitivstreifen (nach Spee).

sichtigen, dass bei vielen Säugern, höchstwahrscheinlich auch beim Menschen, die Ablösung der Serosa (des Chorions) nie zu einer vollständigen wird, indem die entgegenwachsenden, coelomtragenden Seitenplatten einen mehr oder weniger breiten Bezirk unberührt lassen, welcher durch Wucherung des Mesodermes zu einem soliden, zur An-

Tab. 18.

Fig. 1. Medianschnitt durch das hintere Körperende eines Schafembryo. Der schmale Allantoisstiel entspringt dicht am caudalen Ende der Darmröhre. Eine unbedeutende ampulläre Erweiterung des Ursprungsteiles des Allantoisstieles deutet die spätere Harnblase an. All = Allantoisgang, B = Blasenanlage, Ch = Chorda, D = Darm, M = Medullarrohr, U = Urniere.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Hühnerembryo (Mitte des dritten Tages). Amnionhöhle geschlossen. Darmrinne sehr tief, mit dicken mesenchymatösen Wänden versehen, dicht vor der Abschnürung vom Entoderm, ziemlich weitgehende Ausbildung der Bauchwände, welche ventralwärts herunterrücken und nach Abschnürung des Darmrohres vom Entoderm in der Mittellinie zur Verschmelzung kommen werden.

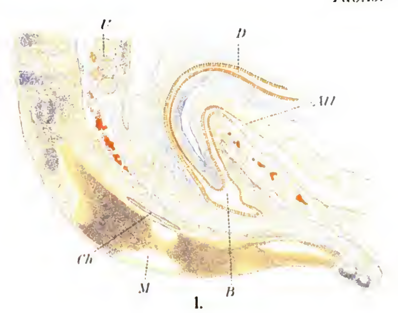
Ueber Allantois vgl. Erklärung zu Taf. 17.

Die Verbindung der Allantois mit der Darmwand liegt weiter caudalwärts und ist im Schnitte nicht getroffen. A = Amnion, All = Allantois, Bw = Bauchwand, D = Darmrinne, Me = Mesenterium, S = Serosa, U = Urniere.

---

heftung des Embryo an die Innenwand des Chorions dienenden B a u c h s t i e l wird. Bei denjenigen Species, bei welchen die Ablösung des Chorions zu einer vollständigen wird, schwimmt der Embryo eine Zeitlang gewissermassen frei innerhalb der Chorionblase. Die Anheftung derselben an die Innenwand der letzteren erfolgt als ein sekundärer Vorgang, vermittelst der Allantois. Zum Verständnis des letzteren Organes müssen die Verhältnisse der Dotterblase und des Dotterkreislaufes in wenigen Worten erörtert werden.

Auf sehr jungen Entwickelungsstadien, beim Hühnchen am 3., beim Kaninchen am 8.—9. Tage machen sich bereits die ersten Anlagen des ausgedehnten Blutgefässystems, des Dotterkreislaufes, wahrnehmbar: Innerhalb des grossen Gefässnetzes, welches sich immer mehr über die Dotteroberfläche ausbreitet (und zur Splanchnopleura gehört) zeichnet sich allmählich ein System von grösseren Gefässen hervor. Es sind zwei, aus dem Hinterende des Em-



1.

V
S
Bw
All
A
Me
D

2.

bryo heraustretende Arteriae omphalo-mesentericae welche sich reich verzweigend, und an die Peripherie des Gefässhofes gelangend, in ein venöses Netz ergiessen, welches wiederum in einem zirkulären venösen Randsinus abschliesst. Das venöse Blut sammelt sich in zwei grosse Dottervenen, welche vom vordersten Ende des Gefässhofes sagittal verlaufend, den Embryo erreichen. Das Bestehen der zwei Venen ist nur vorübergehend, indem schon frühzeitig die eine (rechte) obliteriert (Taf. 16, Fig. 1). Der Dotterkreislauf, welcher bei seiner Ausbreitung über die Dotterkugel in kurzer Zeit das Maximum seiner Ausbildung erreicht, kann nur für die ersten Entwickelungsetappen als ausreichend angesehen werden, indem die Grössenzunahme des Embryo einerseits, das gesteigerte O-Bedürfnis desselben andererseits und schliesslich der allmähliche Verbrauch der Dottersubstanz die Entstehung eines ausgiebigeren Gefässgebietes zur Notwendigkeit macht. Es ist dieses der vorhin erwähnte Allantoiskreislauf. Die Allantois entsteht als eine knospen- oder blasenartige Vorstülpung des Enddarmes direkt unterhalb des Schwanzhöckers. Die Zusammensetzung ihrer Wandungen aus Entoderm und Splanchnopleura erhellt aus dieser Genese. Die Bekleidung mit dem gefässtragenden Splanchnopleurablatt macht es andererseits verständlich, dass für die Blutversorgung und die Weiterausbildung reichlicher Blutgefässe für die Allantois leicht gesorgt werden kann. Am Hinterende des Embryo hervorwachsend, weicht die Allantois von der Mittellinie nach rechts ab, um sich blasenförmig ausbreitend, über die dorsale Fläche des Amnion sich auszudehnen und gleichzeitig in innigen Kontakt mit der Innenfläche der Serosa, resp. des Chorions, zu gelangen, mit welchem sie dann ziemlich frühzeitig verwächst. Die Ausbildung der Allantois als eines blasenförmigen Gebildes ist sehr variabel, je nach der Species, was aber der Bedeutung des

Tab. 19.

Figg. 1—3. Ausschnitte aus der Wand der Dotterblasen von: Selachier (1), Kaninchen (2), Huhn (3).

Fig. 1. Unter der Eihaut die kontinuierliche Epithellage des Ektoderms. Unter demselben die mesodermale Gefässchicht. Das Entoderm durch einzelne riesige Syncytralkerne vertreten, welche einer unregelmässigen, die Dottermasse überziehenden Plasmaschicht hinzugehören. In der Umgebung der Kerne ist die Plasmaanhäufung am bedeutendsten, feine Plasmazüge dringen tief in die Dottermasse ein und umschliessen grössere und kleinere Dotterplättchen.

Fig. 2 u. 3. Die Wand der sekundär entstehenden und mit seröser Flüssigkeit gefüllten Dotterblase der Säuger stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der Bekleidung des Sauropsidendotters überein. Das entodermale Epithel der Dotterblase der Säuger besteht aus grossen mit Vacuolen gefüllten, offenbar lebhaft resorbierenden Zellen. Dem Entoderm anliegend ein Blutgefäss mit embryonalen roten und weissen Blutelementen. Die Entodermzellen des Vogelembryo sind grosse pflanzenähnliche Zellen mit scharfen Konturen. Sie besitzen eine Resorptionsfähigkeit auch für geformte Elemente (z. B. Dotterkugeln, vgl. Fig. 3) und künstlich in den Dotter eingeführte feste Körper.

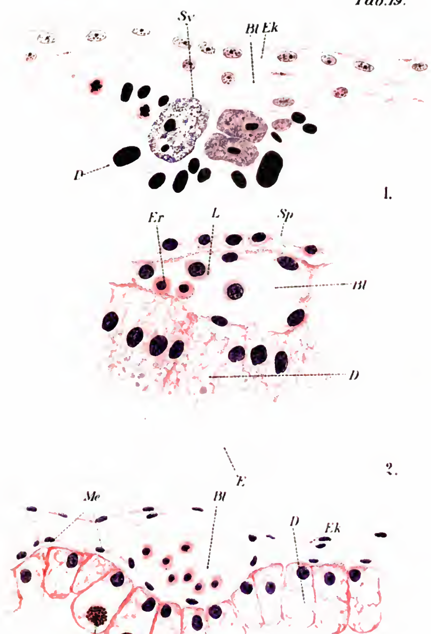
Ueber topographische Beziehung des Dotterepithels zum Keim vgl. Taf. 14, Fig. 2 u. Taf. 18, Fig. 2.

Fig. 1. Ek = Ektoderm, Bl = Blutgefäss, Sy = Syncytium, D = Dotterplättchen.

Fig. 2. D = Dotterblasenepithel, E = Eiweissflüssigkeit, Er = Erytrocyt, L = Leucocyt, Sp = Splanchnopleura.

Fig. 3. Dk = Dotterkugeln im Entoderm, D = Dotterepithel, Ek = Ektoderm, Bl = Blutgefäss, Me = Mesoderm.

Allantoiskreislaufes als solchen keinen Abbruch tut. Ganz allgemein ist dieselbe bei den Sauropsiden gross und blasenförmig. Unter den Säugern gelangt sie zur besonderen Ausdehnung bei Wiederkäuern, Raubtieren und einigen Nagern. Bei Primaten und beim Menschen wird dagegen eine hohlblasige Allantois überhaupt nicht angelegt. Das Homologon oder Rudiment derselben ist vielmehr in einem schmalen, in der Achse des Bauchstiels verlaufenden kurzen Allantoisgang gegeben (Abb. 90).


Sv
Bl Ek
D
1.
Er
L
Sp
Bl
D
E
2.
Me
Bl
D
Ek
Dk
3.

Die weiter fortschreitende Grössenzunahme des Embryo und das geringe Volumen der Dotterblase der Säuger ermöglicht schon relativ frühzeitig eine spezielle Befestigungsweise des Embryo an der Innenseite der Serosa vermittelst der sogen. Nabelschnur. Die Ausbildung derselben hängt in erster Linie mit der Ausdehnung der Amnionhöhle zusammen. Die Umschlagränder der letzteren auf die Körperoberfläche fallen mit dem Abstand zwischen vorderer und hinterer Darmpforte, somit mit dem Durchmesser des Dotterganges zusammen (Abb. 84). Indem letzterer immer unscheinbarer, die Allantoisblase dagegen gestielt wird, schliesst sich der die beiden Gebilde umgebende Amniongang enger zusammen; indem gleichzeitig die Amnionhöhle ventralwärts vom Embryo schnell an Ausdehnung zunimmt, werden Dotterblase und Allantois auf grösserer Ausdehnung gestielt und die Stiele vom Amnion eng umfasst. Die immer weiter sich ausdehnende Amnionhöhle drängt schliesslich die beiden Blasen an die Innenwand der Serosa dicht heran. Zwischen ventraler Fläche des Embryo und Innenfläche der Serosa dehnt sich nun ein stielartiges Gebilde, die Nabelschnur, aus, welche auf einem Querschnitt ihre Zusammensetzung aus folgenden Gebilden erkennen lässt: enger obliterierter Dottergang mit seinen Dottergefässen, Allantoisstiel mit den Nabelgefässen, alles in ein zartes sulzartiges, vom Mesoderm geliefertes Gewebe, die sog. Whartonsche Sulze, eingebettet und von dem Amnion eingehüllt. Auf späteren Embryonalstadien schwinden die beiden epithelialen Gänge bis auf geringe Spuren; mit der Atrophie der Dotterblase, welche beim Menschen bei der Geburt als kleine (ca. 3 mm im Durchmesser) an der Innenwand der Serosa gelegene Blase zu finden ist, schwinden auch die Dottergefässe. Von den Nabelgefässen kommen dagegen beide Arterien und die linke Vene zur mächtigen Entfaltung.

Tab. 20.

Fig. 1. Schnitt aus einem Teil der Uteruswand eines trächtigen Schafes mit der Hälfte eines Karunkel. Der Embryo mit seinen Cotyledonen in die Karunkeln noch nicht implantiert.

Die Karunkel in Form eines tiefen Napfes (auf der Höhe der Ausbildung ca. 2 cm im Längsdurchmesser). Die stark erweiterten und gewucherten Drüsen der Uterusmucosa bilden ein schwammiges Gewebe zur Aufnahme der Chorionzotten. Das Drüsenepithel wird schon frühzeitig abgestossen. Die Tunica propria der Uterusmucosa liefert das saftige, grosszellige Stroma der Karunkel.

Fig. 2. Ein Teil des hinzugehörenden Cotyledo bei etwas stärkerer Vergrösserung (vgl. Abb. 91). Die Zotten noch gefässlos.

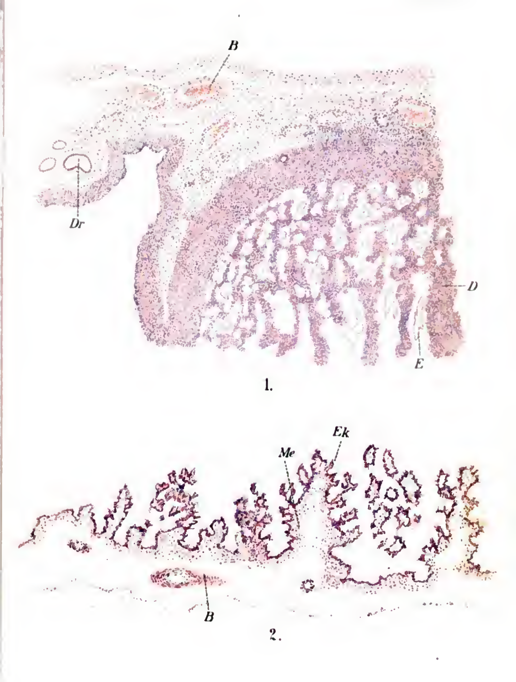
Fig. 1. E = Abgestossenes Drüsenepithel, D = Decidualgewebe, Dr = Drüsen der Uterusschleimhaut, B = Blutgefäss der Uteruswand.

Fig. 2. Ek = Chorionentoderm, Me = Chorionmesoderm, B = Blutgefäss.

Nachdem die Serosa in nahezu identischer Weise bei Sauropsiden und Säugern angelegt wurde, schlägt ihre Weiterausbildung bei den beiden Klassen sehr verschiedene Wege ein: Indem sie bei ersteren, auf den ursprünglichen indifferenten Zustand verbleibend, der Innenseite der Schalenhaut sich innig anschmiegt und in rein passiver Weise, nur vermöge ihrer Verbindungen mit der Allantois zum Respirationsorgane wird, sind ihre Umgestaltungen als Chorion der Säuger von weittragender Bedeutung für die Ernährung des Embryo und die Ausbildung eines eigentümlichen embryonalen Ernährungsorganes, der sogenannten Placenta.

Placenta.

Es ist allerdings hervorzuheben, dass den niedersten Säugern eine eigentliche Placenta noch fast völlig fehlt, indem z. B. bei den Beuteltieren das glatte oder in Falten gelegte Chorion in entsprechende Unebenheiten der Mucosa des Uterus eingebettet


B
Dr
D
E
1.
Ek
Me
B
2.

wird und beim Geburtsakt die Ablösung dieser Verklebung ganz glatt, ohne jeglichen Substanzverlust vor sich geht. Eine fast ebenso lockere Verbindung eines in diesen Fällen mit kleinen Zotten und Rauhigkeiten bedeckten Chorions mit der entsprechend veränderten Uterusmucosa findet sich aber auch bei höher stehenden Säugern, wie Cetaceen, Suiden, Equiden, Cameliden u. a. Es lässt sich somit die Ausbildungshöhe und Form der Placenta in keinem Fall als systematisches Merkmal verwerten.

Die eigentlichen Placenten, welche ebenfalls zahlreiche Variation aufweisen, sind typisch gebaute Organe, welche zum Teil von mütterlichen, zum anderen von kindlichen Geweben geliefert werden und die Aufgabe haben, einerseits den Gazaustausch des kindlichen mit dem mütterlichen Blute möglichst intensiv zu gestalten, andererseits dem Embryo auch Nährstoffe zuzuleiten.

Obwohl ein allgemein gültiges morphologisches Schema für die Placenten nicht aufgestellt werden kann, lassen sich doch einige allgemein leitende Prinzipien im Aufbau derselben, trotz aller herrschenden Mannigfaltigkeit erkennen: Von kindlicher Seite, aus dem Chorionektoderm wird ein Penetrationsapparat, die sogenannten Chorionzotten, geliefert, welche in ihrer mesodermalen Achse die von der Allantois gelieferten reichlichen Blutgefässe mitführen. Die Uterusschleimhaut liefert ihrerseits: a) erweiterte und veränderte, zur Penetration der Zotten geeignete, in vielen Fällen auf Uterusdrüsen zurückführbare tiefe Buchten; b) ein reiches System von stark erweiterten, dünnwandigen Blutgefässen oder lakunenartigen Blutbehältern; c) eine durch Einschmelzung der Gewebsteile der Mucosa gebildete, milchartig aussehende Ernährungsflüssigkeit, die sogenannte Embryotrophe.

Auf Grund dieser allgemeinen Tatsachen lassen sich die verschiedenen Placentartypen einheitlich be-

urteilen. Der extreme, nur bei Anthropoiden und beim Menschen verwirklichte Placentatypus führt zu einer denkbar intensiven Beziehung der Zotten zum mütterlichen Blut, indem erstere in grossen, mit Blut gefüllten Lakunen flottieren. Bei dem anderen Placentatypus, wie er z. B. bei Wiederkäuern auftritt, und neuerdings als Semiplacenta bezeichnet wurde, treten die Beziehungen der Blutgefässysteme mehr in den Hintergrund, der unter c) erwähnten Embryotropheproduktion scheint dagegen eine viel bedeutendere Rolle zuzufallen. In beiden Typen werden jedoch die typischen Veränderungen der Uterusschleimhaut nur durch zum Teil degenerative, eine spätere Regeneration erheischende Vorgänge erreicht. Die hinfällige, als Decidua bezeichnete, bei der Abstossung der Placenta verlustig gehende Schicht der Mucosa kann allerdings bei verschiedenen Säugern so verschiedene Ausbildungsgrade erreichen, dass sie vielfach als Einteilungsmoment für die Klassifikation der Placentalia als Deciduata und Adeciduata verwertet wird. Die zahlreichen vorkommenden Uebergänge zwischen den verschiedenen Typen machen jedoch dieses Kriterium wenig zweckmässig.

Abgesehen von bedeutenden Verschiedenheiten im Aufbau zeigen die Placenten auch die grösste Mannigfaltigkeit in ihrer äusseren Konfiguration: Bald haben wir es mit einer Placenta (oder Semiplacenta) diffusa (Equiden), bald mit einer Multiplex (Wiederkäuer) oder einer zonaria (Carnivora) oder schliesslich mit einer discoidalen (Nager, Primaten, Mensch) zu tun.

Wir wollen etwas genauer auf die Placentae der Wiederkäuer und des Menschen, der zwei extremen Typen, eingehen.

Das Ei der Wiederkäuer erlangt schon sehr frühzeitig eine lange, spindelförmig ausgezogene Gestalt und füllt beide Hörner des langen und schmalen Uterus bicornis aus. An zahlreichen Stellen der



Abb. 91.
Ein Zwillingsei vom Schaf. — Die beiden Embryonen in ihr Amnion eingehüllt, schimmern durch das durchsichtige gemeinsame Chorion durch.

Tab. 21.

Ausschnitt aus einer reifen, ausgestossenen menschlichen Placenta. Es sind nur eine Schicht der mütterlichen und eine der foetalen Seite dargestellt. Die zwischen beiden ausgesparte Lücke entspricht einer sehr mächtigen intermediären Schicht des identisch mit dem dargestellten gebauten Placentargewebes. An der mütterlichen Seite ist eine dünne Lage der bereits atrophischen Serotina mit einzelnen zerstreuten Decidualzellen zu erkennen. Einige Haftzotten. Von der foetalen Seite ist eine grössere Stammzotte im Schiefschnitt dargestellt. Zu beachten sind die grossen Anhäufungen des sogenannten kanalisierten Fibrins in den Basalteilen der Zotte und die Anwesenheit der Decidualzellen an der foetalen Seite, sogar im Chorion in den Zotten Blutgefässe erkennbar.

A = Arterie, Che = Chorionepithel, Chm = Chorionmesoderm, De = Decidualzellen, F = kanalisiertes Fibrin, H.-Z = Haftzotten.

Uterusschleimhaut entstehen knopfartige aus gewuchertem Bindegewebe und stark erweiterten und verzweigten Drüsen bestehende, mit einem reichen Blutkapillarnetz versehene Gebilde, die sogenannten Carunkeln. Die Mündungen der erweiterten Drüsen sind mit blossem Auge sichtbar. Das in seiner Hauptmasse glatt bleibende Chorion (Chorion laeve) treibt nun entsprechend den Carunkeln des mütterlichen Uterus mächtige, dicht gedrängte Zottenbüschel, sog. Cotyledonen (Abb. 91 u. Taf. 20). Indem diese in die Drüsenlumina der Carunkel sich einsenken, entsteht eine, allerdings primitiv gebaute Placenta. Für den Gazaustausch des Blutes sorgt das reiche Capillargefässnetz zwischen den Uterusdrüsen und die ausgiebige Versorgung der mesodermalen Zottenachsen seitens der Allantois. Durch reichliche Zerfallserscheinungen der Wände der Uterusdrüsen und zum Teil wohl auch des eigentümlich umgewandelten Stromas entsteht aber andererseits eine ziemlich reichliche Uterinmilch, die sogenannte Embryotrophe.

Ein von dem geschilderten einfachen Verhalten weit verschiedenes Bild liefert die Placenta des Menschen auf der Höhe ihrer Ausbildung. Wenn wir zu-

Tab. 21.

De

HZ

F

Che

De

Chm

A

nächst ihren Bau rein deskriptiv, ohne theoretische Deutung, zu schildern versuchen und von dem makroskopischen Bild absehen, so lehrt uns ein senkrecht durch die ganze Dicke geführter Schnitt folgendes (Taf. 21): Das aus einem mächtigen, gefässführenden, bindegewebigen Lager (Mesoderm) und Epithelschicht (Ektoderm) bestehende

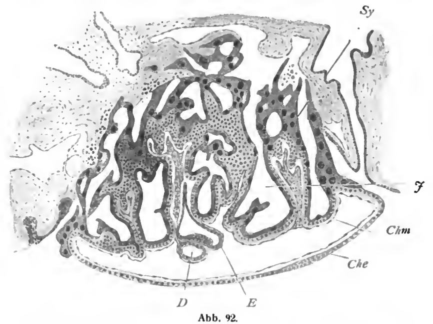


Abb. 92.
Embryo von Semnopithecus, der Uteruswand angeheftet (nach Selenka).
D = Dotterblase; E — Keimscheibe mit abgeschlossener Amnionhöhle; Chm = Chorionmesoderm; Che = Chorionektoderm; J = intervillöser Blutraum; Sy = Syncytium.

Chorion sendet von seiner Oberfläche eine Anzahl mächtiger, wie knorrige Baumstämme aussehender Stammzotten, welche reichliche Seitenzweige nach allen Seiten entsenden, von denen wiederum kleine und kleinste frei auslaufende Zotten entspringen; mehrere dieser Aeste, in der Regel die stärkeren, erreichen die mütterliche Fläche der Placenta und inserieren an derselben als sogen. Haftzotten.

Der freie Raum, in welchem die Zotten flottieren, der sogenannte intervillöse Raum, stellt einen grossen mit mütterlichem Blut gefüllten Behälter dar. Der Abschluss desselben gegen die Peripherie ist dadurch gegeben, dass nach Verlust der Zotten das Chorion im ausserplacentaren Bezirk sich der Uterinwand, der Decidua vera, innig anlegt (vgl. Schema E).*) Die Insertionslamelle der Haftzotten, die Decidua serotina, ist ein aus eigentümlichen Decidualzellen aufgebaute, bei normal geborener Placenta nur sehr dünne Lamelle, welche von den in den intervillösen Raum mündenden Venen und Arterien durchbrochen wird. Untersucht man eine reife Placenta in situ, im Zusammenhange mit der Uteruswand, so findet man der Serotina angrenzend eine aus grossen spaltförmigen und lacunären Räumen bestehende spongiöse Schicht, welche ohne scharfe Grenzen in die Muscularis übergeht und in der Tiefe Reste von Uterindrüsen aufweist. Die nähere Untersuchung der reifen Zotten ergibt folgendes: Die mesodermale Achse derselben besteht aus einer homogenen Grundsubstanz mit eingestreuten sternförmigen, verzweigten Mesenchymzellen; in der Längsachse der Zotten verlaufen reichliche Blutgefässe, welche dem Allantoiskreislauf hinzugehören.

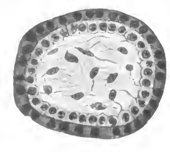
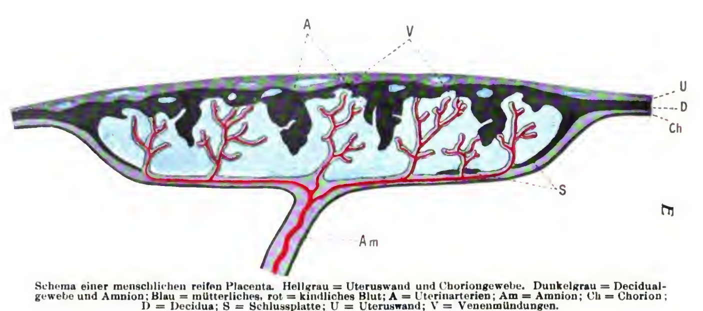


Abb. 93.

Querschnitt durch eine Chorionzotte aus der zweiten Hälfte der Schwangerschaft-Syncytium und Langhans'sche Zellschicht.

Die epitheliale Bekleidung der reifen Zotte trägt einen eigentümlichen Charakter; es ist eine ganz flache, intensiv färbbare Syncytialschicht, welche ab

*) Die menschliche Frucht wird schon frühzeitig durch ein stark gewuchertes Blatt der Uterus mucosa allseits eingeschlossen. (Decidua reflesa s. capsularis).



Schema einer menschlichen reifen Placenta. Hellgrau = Uteruswand und Choriongewebe. Dunkelgrau = Decidualgewebe und Amnion; Blau = mütterliches, rot = kindliches Blut; **A** = Uterinarterien; **Am** = Amnion; Ch = Chorion; D = Decidua; S = Schlussplatte; U = Uteruswand; V = Venenmündungen.

und zu knötchenartige Zellwucherungen aufweist. Die Zotten auf früheren Entwickelungsstadien besitzen dagegen eine wesentlich andere epitheliale Bekleidung: das Syncytium ist wesentlich höher, entspricht einem zylindrischen Epithel, häufig mit einem bürstenförmigen Besatz. Unter dem Syncytium finden wir die sogenannte Langhanssche Zellschicht,

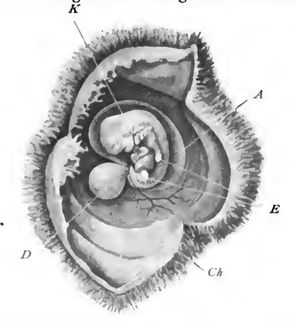


Abb. 94.
Menschlicher Embryo der 4. Woche von Amnion umhüllt mit Dottersack und Chorion (letzteres aufgeschnitten). — A = Amnion; Ch. = Chorion; D = Dotterblase; E = Extremitäten; K = Kiemenbogen (aus O. Schultze).

eine Zellenreihe von epitheloidem Charakter; von einigen Autoren wird schliesslich berichtet, dass der äusserste Ueberzug der Zotte in mittleren Schwangerschaftsmonaten aus flachem Endothel besteht, welches jedoch frühzeitig abgestossen wird und degeneriert. Die Anwesenheit dieser Schichten wird von Bedeutung, wenn man auf die wichtige Frage der Entstehungsweise der menschlichen Placenta ein-

zugehen versucht. Als wichtigster, sich vor allem aufdrängender Punkt muss zunächst die Herkunft, resp. der morphologische Charakter der intervillösen Räume untersucht werden: die Meinungsverschiedenheiten über deren Entstehung sind ganz besonders gross; es handelt sich in der Tat um folgende Hauptalternativen: a) der intervillöse Raum ist ein durch das Chorion abgeschlossener Abschnitt der Uterushöhle, in welchen sich die Gefässe des Uterus frei ergiessen; b) die intervillösen Räume sind kolossal erweiterte capilläre Abschnitte der mütterlichen Blutbahn, welche in unmittelbare Berührung mit der Zottenoberfläche gelangen, indem das Decidualgewebe zwischen den mütterlichen Gefässwänden und den Zotten allmählich schwindet. Die Eventualität a) wird gegenwärtig nur von den wenigsten Forschern vertreten; der Möglichkeiten, wie die intervillösen Räume nach dem Schema b) zustande kommen, gibt es jedoch mehrere. Durch Untersuchung sehr junger menschlicher Früchte kamen einige Forscher zur Annahme, dass das menschliche Ei sich bereits auf sehr frühen Stadien, noch ehe echte Zotten aufgetreten sind, das Ektoderm des Chorions dagegen bereits stark gewuchert ist, in die Uterusmucosa einnistet, wobei das Uterusepithel frühzeitig zugrunde geht. Es entstünden nun Lücken innerhalb des gewucherten Ektoderms,*) welche sich allmählich zu den Lacunen erweitern; das zwischen den Lücken bestehenbleibende Ektoderm soll dagegen die Zotten liefern. Die Bekleidung der Zotten, auch die syncytiale, wäre demnach rein ektodermal, die mütterliche Blutbahn müsste dann, da sie sich in rein ektodermale, foetale Räume ergiesst, eine Unterbrechung erleiden. Die Entstehung des Syncytiums und demnach auch der intervillösen Räume lässt jedoch auch eine zweite Möglichkeit

*) Vgl. auch Abb. 92.

zu, indem man ersteres als aus dem Uterusepithel oder aus modifiziertem Gefässendothel entstanden denkt, die Langhanssche Zellschicht dagegen als das eigentliche Chorionektoderm auffasst. Die intervillösen Räume wären dann ohne eigentliche Gefässunterbrechung aus den erweiterten capillaren entstanden. Zugunsten der letzten Auffassung sprechen, abgesehen von vergleichenden Gründen, auch die Befunde eines Endothelüberzuges der Zotten auf frühen Stadien.

Die Frage der Ausbildung der menschlichen Placenta kann demnach noch nicht als definitiv aufgeklärt angesehen werden.

Kapitel V.

Entwickelung des Darmsystems und der Atemorgane.

Der eigentliche Mutterboden des Darmtraktus und seiner drüsigen Anhänge ist das Entoderm. Es wurde bereits in den früheren Kapiteln die Entstehung desselben sowie seiner Beziehungen zum Dotter des näheren besprochen. Durch einen Einstülpungs- oder Abspaltungsvorgang innerhalb bestimmter Regionen des Keimes wird beim Anamnier keim eine Urdarmhöhle gebildet, deren dorsale Wand stets aus einem zelligen Blatt, dem Entoderm, der ventrale Abschluss dagegen, bald durch die ungefurchte Dottermasse (meroblastischer Typus, Selachier und Knochenfische), bald durch einen in Blätter nicht geordneten Haufen dotterhaltiger Zellen (holoblastischer Typus, Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien, Dipnoer) gebildet wird. Diese Urdarmhöhle geht, nachdem die Sonderung der Chorda und des Mesodermes vom Entoderm vollzogen ist, in die bleibende Darmhöhle über.

Die Beziehungen des Entodermes der Amnioten zum Urdarm sind wesentlich anderer Natur. Als echte, durch Einstülpung entstandene, durch einen Urmund mit der Aussenwelt kommunizierende Urdarmhöhle kann nur der enge Chordakanal, resp. der Canalis neurentericus angesehen werden. Das Entoderm der Amnioten, namentlich der Vögel und

Säuger, entsteht als unmittelbares Erzeugnis des Furchungsvorganges ohne eigentliche Einstülpung, somit auch ohne einen Urmund. Die zwischen dem Entodermblatt und der Dottermasse gelegene sogen. Subgerminalhöhle ist somit primär nach aussen vollständig abgeschlossen und erhält eine belanglose Verbindung mit der Keimoberfläche nur in denjenigen Fällen, in welchen ein Durchbruch des Canalis neurentericus zustande kommt. Es werden jedoch die genetischen Unterschiede der Subgerminalhöhle des Amniotenkeimes und der Urdarmhöhle des meroblastischen Anamnierkeimes ganz belanglos für ihre tatsächlichen Beziehungen zum Entoderm resp. Darmbildung. Das Entoderm, welches zunächst über der Höhle flach ausgebreitet hinzieht, bildet frühzeitig in der Medianebene des Keimes, direkt unterhalb der Chorda, eine gegen die Höhle konkave Darmrinne, welche, immer tiefer werdend, unter entsprechender histologischer Differenzierung ihrer Wände sich immer schärfer von der grossen Urdarmhöhle, resp. Subgerminalhöhle abhebt und das Lumen des Darmkanals markiert. Indem der über die Dotterkugel zunächst flach ausgebreitete Keim in schnellem Tempo an Länge und zwar mit allen Schichten zunimmt, heben sich sein Kopf- und Schwanzende als walzenförmig abgeschlossene Gebilde von der Kugel ab und schliessen blindsackförmig geschlossene Vorder- und Hinterende der offenen Darmrinne als Kopfdarm und Schwanzdarm ein. Die Uebergangsstellen dieser Abschnitte in die ventralwärts offene Darmrinne werden als vordere und hintere Darmpforte bezeichnet (Abb. 97 u. Taf. 40, Fig. 1 u. 2). Je mehr die ventralwärts abgeschlossenen Abschnitte des Darmes auf Kosten der offenen Darmrinne wachsen, resp. je mehr sich letztere durch Verschmelzung ihrer Ränder zum Darmkanal umwandelt, desto enger wird die Kommunikation des Darmlumens mit der Dotterhöhle, es kommt schliesslich zur Ausbildung

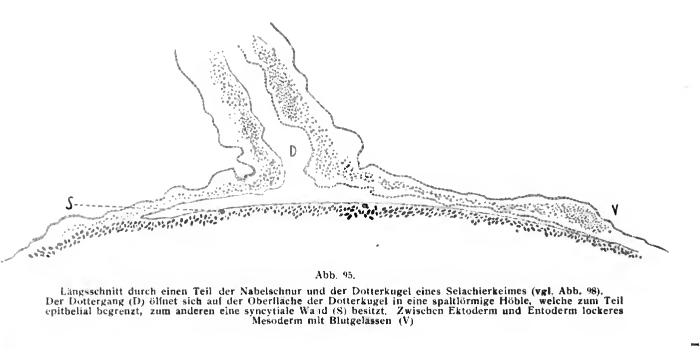


Abb. 95.

Längsschnitt durch einen Teil der Nabelschnur und der Dotterkugel eines Selachierkeimes (vgl. Abb. 98). Der Dottergang (D) öffnet sich auf der Oberfläche der Dotterkugel in eine spaltförmige Höhle, welche zum Teil epithelial begrenzt, zum anderen eine syncytiale Wand (S) besitzt. Zwischen Ektoderm und Entoderm lockeres Mesoderm mit Blutgefässen (V)

Tab. 22.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Kopf eines noch nicht ausgeschlüpften Tritonenembryo. Die geräumige Mundhöhle setzt sich in die enge, spaltförmige Speiseröhre fort. An den Seitenwänden der Rachenhöhle sind fünf Kiementaschen erkennbar.

Fig. 2. Frontalschnitt durch einen Kaninchenembryo von ca. 2 mm Kopfsteisslänge. Infolge starker Körperkrümmung sind sowohl Gehirn als Rückenmark getroffen. Die Rachenhöhle erscheint von massiven Kiemenbögen begrenzt. Der Schnitt ist etwas unsymmetrisch geführt, fällt rechts weiter nach vorne.

Fig. 1. A = Auge, G = Gehirn, I—V K = Erster bis fünfter Kiemenspalt, L = Linsenplatte, Le = Leibeshöhle, M = Mundhöhle, Oe = Oesophagus, V = Vorniere.

Fig. 2. Au = Auge, Ao = Aorta, Vj = V. jugularis, L = Linse, M = Mundhöhle, Me = Medullarrohr, Ob = Oberkiefer, Uk = Unterkiefer, 2, 3 K = Zweiter, dritter Kiemenbogen, Sp = Spinalganglien, V = Vorderhirn.

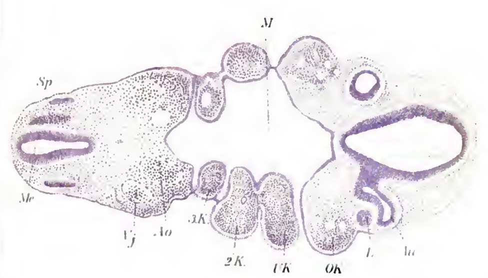
---

eines engen, röhrenförmigen Dotter- oder Nabelganges, welcher bis in spätere Entwickelungsstadien, bis zur vollständigen Resorption der Dottermassen persistiert.

Die nunmehr vollständig ausgebildete Darmröhre, ebenso wie die bei den Holoblastiern aus dem Urdarme hervorgegangene, unregelmässig gestaltete Darmhöhle (Taf. 8, Fig. 2 u. Abb. 50, 96), entbehren nun, abgesehen von dem am Hinterende gelegenen sehr engen Urmunde, jeder Oeffnung nach aussen, namentlich der Mundöffnung. Die Stelle der letzteren wird jedoch ziemlich frühzeitig als sogen. Mundbucht, resp. Rachenmembran markiert. Ventralwärts vom vorderen Körperpol, unterhalb der blasig vorspringenden Gehirnanlage, bildet das Ektoderm einen nach innen gerichteten Vorsprung, welcher sich dem Entoderm des Kopfdarmes sehr innig anlegt und bald mit demselben zu einer einheitlichen Rachenmembran verschmilzt (Taf. 40, Abb. 2 u. Abb. 96, 97). Das kranialste Ende der Ausbuchtung spitzt sich zu einer der Gehirnwand dicht anliegenden sogenannten Rathkeschen Tasche (Hypophysentasche)

A L V G Oe M Le 5.K. 4.K. 3K. 2K 1K

1.



2.

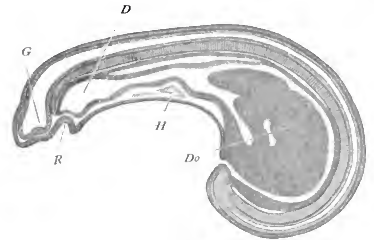


Abb. 96.

Medianschnitt durch einen Petromyzonembryo (Neunauge). D = Darm; Do = Dottermasse; G = Gehirn; H = Herz; R = Rachenmembran (nach Goette)

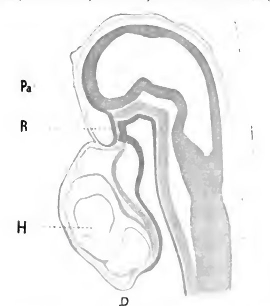


Abb. 97.

Medianschnitt durch den Vorderteil eines Kaninchenembryo von ca. 1,5 mm Länge. Gehirn dreigliederig. D = vordere Darmpforte; H = Herz; Pa. = Proamnion; R = Rachenmembran (nach O. Schultze).

zu, das kranialwärts von der Rachenmembran gelegene vorderste Darmende bildet die Sesselsche Tasche, resp. den praeoralen Darm (Taf. 40, Fig. 3 u. Taf. 41, Fig. 1).

Nach Einreissen der Rachenmembran, welches ziemlich früh erfolgt, ist nun eine Kommunikation des Kopfdarmes nach aussen gegeben. Eine eigentliche Begrenzung der Mundhöhle wird jedoch durch diese Oeffnung nicht gebildet, da auch ein grosser Teil der Mundbucht in die spätere Mundhöhle miteinbezogen wird. An der Ausbildung der definitiven Mundrachenhöhle sind somit sowohl das Ektoderm der Mundbucht, als das Entoderm des Kopfdarmes beteiligt. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten lässt sich annähernd unter Berücksichtigung der Lage der Hypophyse bestimmen, welche ja ihre Entstehung zum Teil der Rathkeschen Tasche verdankt (vergl. Kap. IX). Diese Grenze ist für den Menschen am Pharynxdach, etwa hinter den Choanen zu ziehen.

Die erste, am vordersten Ende des nach aussen offenen Kopfdarmes auftretende Differenzierung ist die Bildung der Kiementaschen, resp. Kiemenspalten und der entsprechenden Kiemenbögen. Indem die Seitenwände des Kopfdarmes in bestimmten Abständen lateralwärts gerichtete Vortreibungen (Kiementaschen) entstehen lassen, grenzen sie bestimmte Bezirke des zwischen Ektoderm und Entoderm gelegenen Mesodermes zu streifenartigen, dorsoventral verlaufenden walzenförmigen Substanzsträngen, den Kiemenbögen, ab (Abb. 84, 85, 98). Die Kiementaschen erreichen das Ektoderm und brechen nach Verschmelzung mit demselben spaltenartig zwischen den Kiemenbögen durch (sogenannte Kiemenspalten). (Taf. 22.)

Obwohl in keinem Abschnitte des embryonalen Lebens als Respirationsorgan in Funktion tretend, werden die Kiementaschen, resp. die Kiemenspalten, auch bei Amnioten und sogar bei Säugern gebildet. In grösserer Zahl bei Amphioxus, in Achtzahl bei

den meisten Cyclostomen vorhanden, nehmen die Kiemenspalten von da ab an Zahl allmählich ab, indem ihre Zahl bei Selachiern zwischen 9 und 6

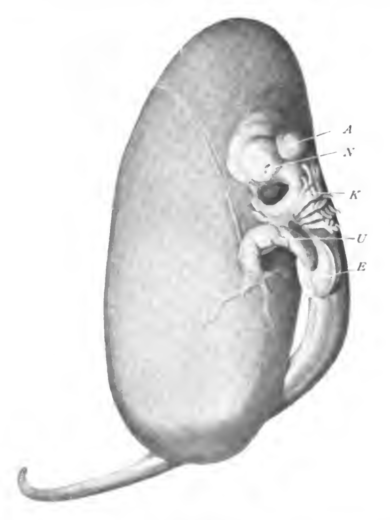


Abb. 98.
Embryo eines Selachiers (Pristiurus mel.) mit seiner Dotterkugel (vgl. Tab. 15 — Querschnitt). A — Auge; E — Extremitäten; K — Kiemen; N — Nasenkapseln U — Nabelschnur.

schwankt, bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien 5 beträgt und bei Vögeln und Säugern auf 4 Paar reduziert wird.

Die Besprechung der innerhalb der Kiemenbögen entstehenden Skelettgebilde gehört in Kapitel VI. Die Kiemenbögen und die Kiemenspalten sind aber noch insofern von grossem Interesse, als der erste Kiemenbogen zur Begrenzung des Mundes und des Gesichtes mächtig beiträgt, die Derivate der Schleimhaut der Kiementaschen zum Teil zu wichtigen Organen werden.

Mundhöhle, Zunge, Schilddrüse, Thymus.

Nach der Ausbildung des ersten Kiemenbogens, des Kieferbogens, gestaltet sich die Abgrenzung der Mundbucht bei Säugern folgendermassen: Seitlich und ventralwärts wird die Mundbucht vom Ober- und Unterkieferfortsatz des Kieferbogens begrenzt, der mediale obere Abschluss derselben wird durch den mächtigen Stirnwulst gegeben, in welchen sich die Riechgruben nachträglich eingraben; der Stirnfortsatz ist von dem angrenzenden Oberkieferfortsatz durch die Tränennasenfurche getrennt (Abb. 88).

Abb. 99.
Kopf eines Schweinsembryo von 1,6 cm Länge nach Entfernung des Unterkiefers von der Mundhöhle aus gesehen. A = Auge; G = Gaumenplatte; M = Medulla obl.; N = Nasenloch; p. Ch. = Primitive Choane (nach O. Schultze.)

Die primitive Rachenhöhle wird durch Ausbildung der horizontalen Gaumenfortsätze, welche von der Innenseite des Oberkieferfortsatzes schirmartig vorspringend in der Me-

dianebene zusammenstossen und die Gaumenplatte bilden, in zwei Etagen geschieden, von welchen die obere von der Nasenhöhle, die untere von der bleibenden Mundhöhle in Beschlag genommen werden (Abb. 99 u. Taf. 50, Fig. 1). Der freie Abschluss der Gaumenplatten nach hinten ermöglicht eine Kommunikation der beiden Höhlen vermittelst sogenannter Choanen.

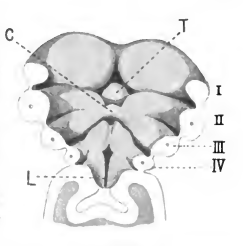


Abb. 100.
Boden der Mundhöhle eines menschlichen Embryo. I—IV Kiemenbögen; C = Copula; L = Larynx; T = Tuberculum impar. (n. His).

Der Boden der Mundhöhle, welchem die in der Mittellinie durch Copulae verknüpften Kiemenbögen der beiden Seiten als Grundlage dienen, liefert nun frühzeitig die Anlage zu zwei wichtigen Gebilden, der Zunge und der Schilddrüse.

Die Zunge wird aus zwei Abschnitten angelegt, einem vorderen als Tuberculum impar bezeichneten, zwischen Unterkiefer- und Zungenbeinbogen gelegenen Wulst, welcher den späteren Zungenrücken bildet und einem hinteren, paarigen Wulst, welcher in das Gebiet der Copula, des Zungen-

T
P
K
Fo
Ep

Abb. 101.
Zunge und Kehlkopf eines menschlichen Embryo, älteres Stadium. Ep. = Epiglottis; Fo = Foramen coecum; K = Kiemenbögen; P = hinterer Abschnitt der Zungenanlage; T = Tuberculum impar (nach His).

beines und des dritten Bogens fällt und die Zungenwurzel entstehen lässt. Die zwischen den beiden Anlagen gelegene Region des Mundbodens ist als Mutterboden für die Schilddrüsenanlage bedeutungsvoll (Taf. 40, Fig. 3 u. Taf. 41, Fig. 1). Schon sehr frühzeitig entsteht daselbst eine solide, knospenartige oder eine hohle kugelige Epithelwucherung, welche in nächste Nachbarschaft der Gabelungsstelle des Kiemenarterienstammes gelangt. Die bläschenförmige Anlage nimmt durch Wucherung ihrer Elemente an Umfang schnell zu und wird durch Eindringen des Bindegewebes von der Peripherie her in einzelne Bläschen zerteilt, aus welchen die einzelnen Follikel durch weitere Grössenzunahme resp. Ausbildung des Colloids entstehen. Die Abgangsstelle der Schilddrüsenanlage von dem Mundboden wird dauernd als Foramen coecum der Zunge, zuweilen als persistierender Canalis tyreoglossus erhalten.

Von den Derivaten des Epithels der Kiementaschen ist die Thymus von besonderer Wichtigkeit. Durch Wucherung und Sprossung des Epithels der dorsalen Abschnitte der Kiementaschen werden solide epitheliale Zapfen gebildet, welche zum Teil direkt, zum Teil unter Hinzutreten lymphoider Elemente sich in ein echtes lymphatisches Organ umwandeln. Obwohl die Möglichkeit für eine epitheliogene Herkunft lymphatischer Elemente im allgemeinen bestritten wird, wird dieser Vorgang für die Thymus von der Mehrzahl der Forscher als tatsächlich zutreffend angenommen. Als Residuen des epithelialen Gefüges des Organes finden sich in den Thymusläppchen der fertigen Organismen noch sogenannte Hassalsche Körperchen vor. Für die Thymusbildung werden die Schlundspalten innerhalb der Wirbeltierreihe in sehr verschiedenem Umfange in Anspruch genommen. So werden z. B. entsprechende Knospen bei Selachiern an allen oder wenigstens an den meisten

Kiemenspalten wahrgenommen; bei höheren Formen sind es meistens nur bestimmte vereinzelte Kiementaschen, speziell bei Säugern und dem Menschen

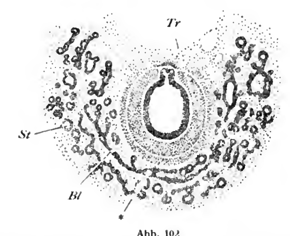


Abb. 102

Querschnitt durch die Schilddrüsenanlage eines Schafembryo von 1,6 cm Länge. Wucherung epithelialer Zellstränge (St.) und Abschnürung abgeschlossener Bläschen (Bl.) Die die Medianebene überschreitenden Zellstränge * lassen den unpaarigen Charakter der Anlage erkennen. Tr = Trachea.

nur die dritte, vielleicht zum Teil auch die vierte Spalte. Die Wucherung entsteht dabei nicht von dem dorsalen, sondern von dem ventralen Ende der Spalte.

Das, dem Kiemendarm sich anschliessende, zunächst noch gerade gestreckte Darmrohr, ist der Ausgangspunkt weiterer Differenzierungen und liefert sowohl sämtliche Abschnitte des Darmtraktus mit den beiden grossen Verdauungsdrüsen, der Leber und dem Pankreas, als auch die Anlage für den gesamten Respirationsapparat.

Magen und Darm.

In der, nach der Abspaltung des Lungenapparates bleibenden Darmröhre lassen sich drei Abschnitte streng unterscheiden: Vom Kiemendarm angefangen bis zur Abgangsstelle der Anlagen der Leber und des Pankreas als Vorderdarm, der folgende Abschnitt bis zur Anlage des Coecum als Mitteldarm und der letzte Abschnitt, der Enddarm. Der Vorderdarm lässt aus sich sowohl die Speiseröhre als den Magen entstehen: als spindelförmige Auftreibung der zylindrischen Darmröhre auftretend ist der Magen zunächst in der Medianebene des Körpers, mit dorsalwärts gerichteter grosser Kurvatur, ventralwärts gekehrter kleiner Kurvatur gelegen. Schon relativ früh macht er aber eine Drehung um die Längsachse und die Sagittalachse des Körpers, wodurch die kleine Kurvatur nach rechts und dann nach oben, die grosse nach links und schliesslich nach unten gekehrt wird, das caudale Magenende, der Pylorus, mehr kranialwärts und nach rechts von der Medianebene des Körpers zu liegen kommt (s. u. Entwickelung des Omentum). Die Drehung des Magens um die Längsachse des Körpers hinterlässt Spuren im Verlauf der beiden Vagusstämme, welche vom Halse, den Seitenwänden des Oesophagus entlang, ursprünglich symmetrisch zum Magen hinziehen, in der Folge die Drehung des Magens mitmachen,

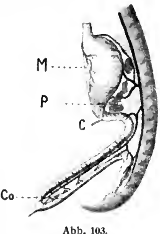


Abb. 103.

Magendarmsystem eines menschlichen Embryo, schematisch Magen und Darm sagittal gestellt. Das Mesenterium und Mesogastrium, eine ebene, sagittale Lamelle, in welche Milz und Pancreas (P) eingeschlossen sind C = Ductus choledochus; Co = Anlage des Coecum. Von der Spitze der primären Darmschlinge entspringt der Dottergang. M Magen; P = Pancreas (nach Toldt)

wobei der linke Vagus auf die Vorderseite, der rechte auf die Hinterfläche des Magens zu liegen kommt.

Die ganze Länge des dem Pylorus sich anschliessenden Darmrohres bildet als erste Schlängelung die primäre Darmschlinge aus: dieselbe hat zunächst einen sagittalen Verlauf und besteht aus einem caudalwärts verlaufenden, ventral gelegenen und einem kranialwärts verlaufenden, dorsalen Schen-

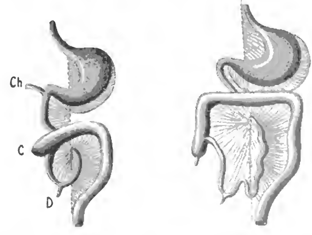


Abb. 104. Abb. 105.
Ausbildung der Darmschlingen und der Mesenterien des Menschen. (Schematisch.) C = Coecum. Ch = Ductus Choledochus. D = Dottergang (nach O. Hertwig).

kel. Der Scheitel der Schlinge ragt sehr weit in die Nabelschnur vor und setzt sich in den dünnen Dottergang fort. Am Anfang des hinteren Schenkels macht sich schon frühzeitig eine Auftreibung merkbar, welche dem späteren Blinddarm entspricht. Durch entsprechende Drehungen kommt der hintere Schenkel, welcher die Anlage des Dickdarmes ausmacht, nach rechts und vorne vor dem ursprünglich ventralen absteigenden Schenkel zu liegen und kreuzt denselben in der Gegend des Duodenum. Der ventrale Schenkel bildet schon frühzeitig die reiche

Schlängelung des Dünndarms aus (Abb. 104, 105).

An dem Aufbau der Wand der Magendarmröhre beteiligt sich das Entoderm, welches die epitheliale Auskleidung der Innenfläche liefert und das innere Blatt des Mesodermes, die Splanchnopleura, deren Derivate das Stratum proprium der Mucosa, die Submucosa, die Muskelschicht und schliesslich die Serosa sind. Das Epithel des Entodermes hat bis zu seiner definitiven Ausbildung so manche Metamorphose durchzulaufen. In den frühesten Entwickelungsstadien, sogar noch im Zustande der offenen Darmrinne ist das Entoderm der meroblastischen Keime ein aus stark abgeflachtem Epithel bestehendes dünnes Häutchen (Taf. 13). Erst kurz bevor die Darmrinne sich vollständig geschlossen, ändert das Epithel seinen Typus und wird deutlich zylindrisch (Taf. 18, Fig. 2). Den weiteren Umwandlungen der Epithelschicht, welche zur Bildung der Drüsen und Zotten führt, geht bei den Säugern eine Umwandlung des einschichtigen Epithels in ein hohes mehrschichtiges Zylinderepithel voran (Taf. 24, Fig. 2).

In der Ausbildung des Drüsenapparates des Magens und des Darmes sind noch manche Fragen strittig. Durch Wucherung des Epithels mit darunter liegendem Bindegewebe entstehen im ganzen Magendarmtraktus vergängliche Zotten. Indem dieselben mit ihren Seitenwänden verwachsen, lassen sie zwischen sich kleine Grübchen oder Krypten entstehen. wie wir dieselben im Magen bleibend vorfinden. Vom Grunde derselben sprossen nun die eigentlichen Drüsen als hohle Gebilde in die Tiefe. Eine partielle Verwachsung der Zotten, aber nur mit ihren Basen, findet auch im Dünndarm statt: der freie Teil der primären Zotten bildet sich nun zu den definitiven Gebilden aus, die L i e b e r k ü h n schen Drüsen wuchern zwischen den Basen derselben in die Tiefe.

Der mesodermale Teil des Magendarmtraktus besteht zunächst aus dem dünnen einschichtigen

Splanchnopleura, welches dem Entoderm nicht direkt anliegend, einen ziemlich weiten Spalt bestehen lässt (Taf. 36, Fig. 1), in welchem sehr frühzeitig zahlreiche Blutgefässe auftreten, an deren Ausbildung das Entoderm wahrscheinlich beteiligt ist. Schon frühzeitig, noch bevor die Darmrinne zum Verschluss gelangt, wird die Splanchnopleura zur Bildungsstätte von reichlichem Mesenchym, welches den Abstand zwischen demselben und dem Entoderm ausfüllt. Aus den indifferenten lockeren Zellen desselben sondert sich eine Schicht spindelförmig ausgezogener Zellen aus, welche die erste Andeutung der Muscularis, die Ringmuskelschicht abgeben. Die Längsmuskelschicht und die Muscularis mucosae erscheinen viel später (Taf. 24, Fig. 2).

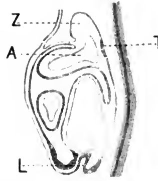


Abb. 106.

Medianschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 1,5 mm Länge. A = Aortabogen; L = Leberanlage (in der vorderen Darmpforte sich anlegend); T = Thyreoideaanlage; Z = Zunge (nach Hochstetter).

Eine wichtige und viel umstrittene Frage ist die Entstehungsweise des reichen lymphatischen Apparates des Verdauungstraktus, die Tonsillae palatinae, pharyngea und lingualis mitgerechnet. Es wurde bereits bei Besprechung der Entwickelung der Thymus hervorgehoben, dass die Mehrzahl der Forscher der Möglichkeit der Herkunft lymphatischer Elemente aus Epithelien skeptisch gegenübersteht. Es werden demnach die Zellen der verschiedenen Lymphfollikel aus dem subepithelialen Mesenchym abgeleitet. Demgegenüber liegen sehr bestimmte Angaben von verschiedener Seite vor, welche die Lymphzellen aus, aus ihrem epithelialen Verbande gelockerten und entsprechend umgewandelten, entodermalen Zellen ableiten. Die strittige Frage bedarf jedenfalls weiterer Klärung.

Tab. 28.

Fig. 1. Schnitt durch die Pankreasanlage eines Kaninchenembryo von 2 cm Länge. Reichverzweigte epitheliale Schläuche und Sprossen, aus deren Wänden sich in der Weiterentwicklung die spezifischen zymogenen Zellen differenzieren werden. Zahlreiche solide, knospenartige Wucherungen der epithelialen Wand, — Anlagen der Langerhansschen Inseln. Zu beachten ist die Anwesenheit wandloser Blutgefässe im Zentrum derselben.

Fig. 2. Leberanlage eines ca. $1^1/_2$ mm langen Kaninchens. Die Leberanlage erscheint als solide Sprossung der Darmwand. Eine caudalwärts von der Leberanlage gelegene hohle Knospe des Darmepithels ist die Anlage der Gallenblase.

Fig. 3. Leber eines älteren Selachierembryo. Typus einer exquisit tubulösen verzweigten Drüse. Längs- und Querschnitte durch einzelne Tubuli.

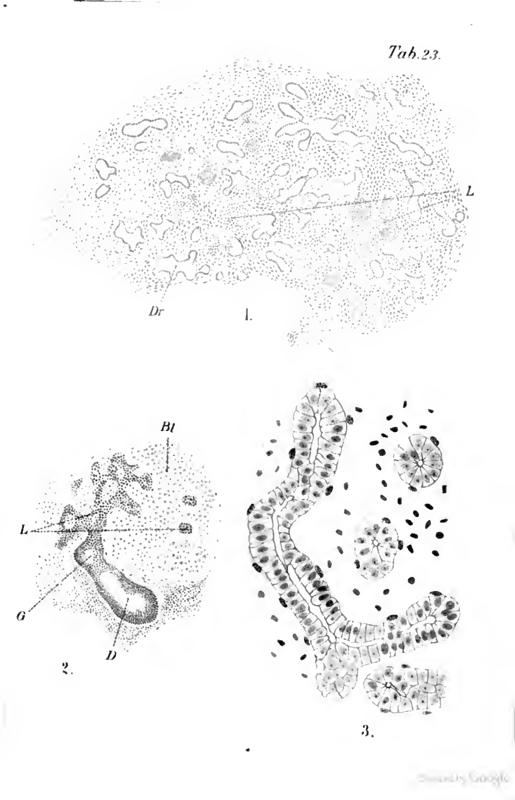
Fig. 1. Dr = Drüsenschläuche, L = Langerhanssche Inseln.

Fig. 2. Bl = Dottervene, D = Darm, G = Gallenblase, L = Leber.

Leber und Pankreas.

Die beiden grossen Drüsen des Verdauungstraktus, die Leber und das Pankreas, entstehen durch Anstülpung und Wucherung des Epithels des Darmes an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm.

Die erste Andeutung der Leber fällt bei den meisten Wirbeltieren in relativ sehr frühe Entwickelungsstadien. So ist z. B. bei den holoblastischen Embryonen der Cyclostomen, Ganoiden und Amphibien schon sehr frühzeitig ein unmittelbar hinter der Herzanlage gelegener, unpaarer, ventraler Divertikel des Darmes wahrnehmbar, welcher sich in die grossen dotterreichen Zellen tief eingräbt (Abb. 80 und Taf. 39, Fig. 2). Bei den meroblastischen Eiern ist die Leberanlage vor Darmschluss zu erkennen. Speziell bei Amnioten wird die vordere Darmpforte durch die frühe Anlage der Leber und des mit derselben eng verknüpften Septum transversum sehr


L
Dr
1.
Bl
L
G
D
2.
3.

bedeutungsvoll. Die erste, als ventrale Rinne der Darmwand auftretende Leberanlage findet an der Umschlagstelle der Darmpforte (Abb. 106), zwischen Ektoderm und anliegendem Pericard, reichliches Mesenchymgewebe vor, in welchem sie weiterwuchert und mit demselben zusammen einen quer in die Leibeshöhle vorragenden Wulst, das sogen. Septum transversum, bildet. Das Lebergewebe dringt allerdings nur in den caudalen Abschnitt der vorliegenden Mesenchymmasse vor, was für die folgenden Entwickelungsvorgänge von Bedeutung wird. Aus der zunächst einheitlichen Leberrinne entwickeln sich bei den meisten Wirbeltieren ein kranialer, bald paarig werdender Spross, welcher die eigentliche Pars hepatica bildet und ein unpaarer caudaler Spross, welcher als Pars cystica die spätere Gallenblase abgibt (Taf. 23, Fig. 2). Bei den Anamniern sind die Epithelsprossen der Leberanlage echte, hohle, miteinander anastomisierende tubulöse Drüsen, wie sie auch in der fertigen Leber zum Teil persistieren (Taf. 23, Fig. 3). Bei den Amnioten und speziell bei Säugern besteht das sprossende Lebergewebe aus soliden Zellbalken, im Gegensatz zur hohlen Gallenblaseanlage.

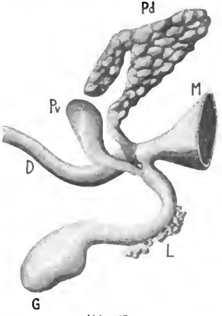


Abb. 107.
Plattenmodell der Leber- und Pancreasanlage vom Schalembryo; D = Duodenum; G = Gallenblase; L = Leber; M = Magen; Pd = ancreas dorsale; Pq = Pancreas ventrale (nach Stoos).

Tab. 24.

Fig. 1. Rand des Leberlappens eines 2 cm langen Kaninchenembryo. Das Leberparenchym besteht aus einem Netzwerk dicker Leberbalken ohne jede Zentrierung gegen Blutgefässe.

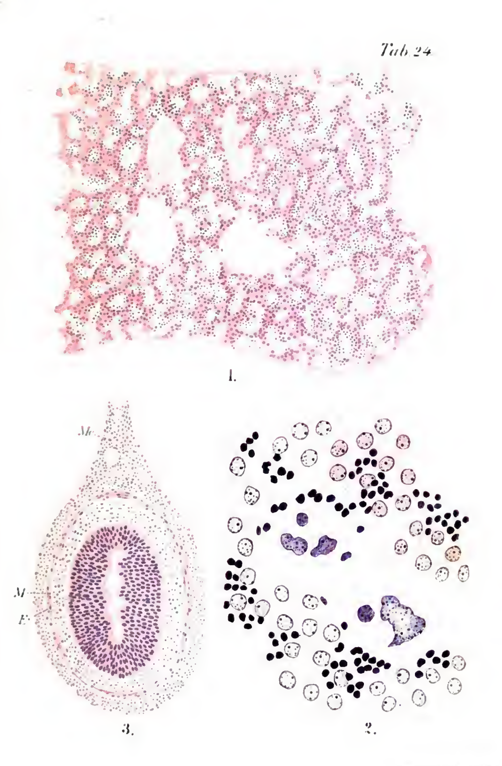
Fig. 2. Ein kleiner Abschnitt desselben Präparates bei starker Vergrösserung. Die embryonalen „Leberbalken" sind mehrschichtig und mit gleichnamigen Gebilden der fertigen Leber nicht zu identifizieren (vgl. S. 159). Das Leberparenchym ist von Leucocyten überschwemmt. In den Blutgefässen zwei Riesenzellen.

Fig. 3. Dünndarmschlinge eines Rindsembryo mit einem Teil des Mesenteriums. Die Mucosa besteht aus sehr hohem, mehrschichtigem Epithel, aus welchem die Drüsen sich erst später differenzieren. Die Muscularis ist durch eine dünne Lage spindelförmiger Zellen angedeutet.

Fig. 3. E = Entoderm, M = Muscularis, Me = Mesenterium.

Durch frühzeitiges Hinzutreten der Dottervenen, welche durch das Septum transversum ihren Weg zum Sinus venosus des Herzens nehmen (Taf. 26), wird die Leberanlage soweit vascularisiert, dass die neuen Sprossen der Leberbalken, die weiten, lacunenartigen Gefässe vor sich stülpen und die beiden Systeme, Leberbalken und Blutgefässe, sich vollständig durchdringen und einander räumlich ohne jeden Rest oder Dazwischentreten anderer Gewebe ergänzen.

Unsere Kenntnis der Weiterausbildung der Leber der Säuger weist noch viele Lücken auf. Die embryonalen Leberbalken entsprechen in keiner Hinsicht den so genannten Gebilden des fertigen Organs, auch ist die Anordnung der Blutgefässe von der definitiven, mit Zentrierung der Capillaren gegen die Venae centrales usw. noch weit entfernt. Ueber die Umwandlung der embryonalen, aus mehreren Zellschichten bestehenden Leberbalken in die definitiven Gebilde gehen die Ansichten vorderhand auseinander. Nach manchen Autoren handelt es sich um bedeutendes Längenwachstum


Mc
M
E
1.
3.
2.

und entsprechende Verdünnung der Gebilde; die andere, viel wahrscheinlichere Schilderung der Vorgänge nimmt eine Zersplitterung der dicken Zellkomplexe durch einwuchernde Blutgefässe in die definitiven Zellenzüge des fertigen Organes an. Der embryonale Leberbalken müsste dann, unter entsprechender vorhergegangener Dickenzunahme ein ganzes zukünftiges Leberläppchen abgeben. Die Untersuchung und Deutung der Umbildungsvorgänge der embryonalen Leber auf späteren Entwickelungsstadien wird wesentlich durch den Umstand erschwert, dass dieselbe, im Gegensatz zu vielen anderen embryonalen Organen, schon frühzeitig eine rege Tätigkeit entfaltet, welche bedeutende Spuren ihrem Gefüge aufprägt, ohne vielleicht formbildend zu wirken. So findet auf späteren Entwickelungsstadien der Leber eine Ueberschwemmung der Zellbalken mit Leucocyten und ein Auftreten zahlreicher Riesenzellen statt, Vorgänge, welche möglicherweise zu den Vorgängen der Blutbildung in Beziehung stehen (Taf. 24, Fig. 2).

Das Pankreas wird bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Cyclostomen und Selachier, aus einem unpaaren dorsalen und einem paarigen ventralen Anteil angelegt (Abb. 107); die Bauchspeicheldrüse der beiden ersten Formen ist dagegen rein dorsal. Die dorsale Darmrinne, welche als Anlage des Pankreas auftritt, entspricht in ihrer Länge annähernd der ventralen Leberanlage, legt sich aber etwas später als letztere an und mündet in das Duodenum mit dem Duct. Santorini unabhängig von den noch später auftretenden ventralen Anteilen. Letztere sprossen aus der Wand des späteren Ductus choledochus hervor, zur Zeit, wo die Leberanlage ziemlich weit fortgeschritten ist. Infolge einer durch das Duodenum ausgeführten Achsendrehung kommen die ventralen Anteile des Pankreas mehr dorsalwärts zu liegen und verschmel-

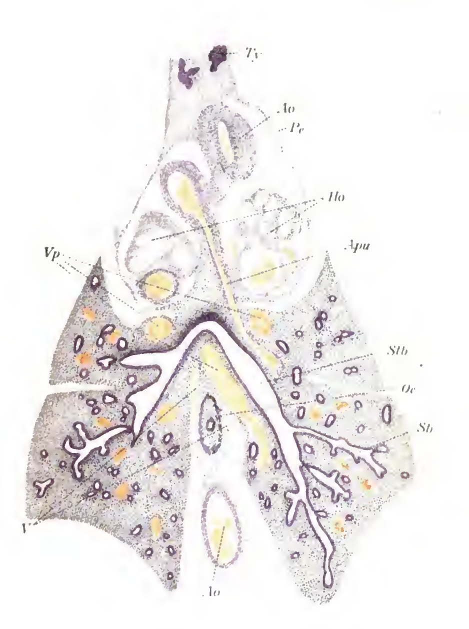
Tab. 25.

Frontalschnitt durch die Lunge eines Schafembryo von ca. 1,5 cm Länge. Der Schnitt trifft die Bifurkation und die beiden Hauptbronchen der Länge nach. Seitenbronchi mit Endbläschen. Die Höhle der Pericards von hinten angeschnitten, beide Vorhöfe eröffnet.

Apu = rechter Ast der Art. pulm., Ao = Aorta, Vp = Venae pulm., Ho = Herzohren, Oe = Oesophagus, Pe = Pericard, Sb = Seitenbronchus, Stb = Stammbronchus, Ty = Thymus, V = Vagus.

---

zen schliesslich mit der dorsalen Anlage zu einem einheitlichen Ganzen. Bei manchen Säugern, so z. B. beim Hund und Pferd bleiben zeitlebens beide Ausführungsgänge bestehen, was zuweilen auch beim Menschen der Fall ist. In der Regel jedoch obliteriert der schwächere dorsale Duct. Santorini vollständig. Was die histologische Ausbildung des Pankreas betrifft, so ist folgendes zu verzeichnen: Die soliden Sprossen werden bald ausgehöhlt und liefern zunächst das System der Ausführungsgänge. Von bestimmten, durch ihre dunkle Farbe ausgezeichneten Zellen ihrer Wandungen, gehen dann circumscripte Wucherungen aus, welche zur Bildung der definitiven secernierenden Endstücke führen. Die centroacinären Zellen erweisen sich als zu den Ausführungsgängen gehörend. Die Langerhansschen Inseln (intertubuläre Zellhaufen) werden als solide Sprossen der hohlen Gänge angelegt und schnüren sich von denselben später ab. Von Interesse sind die Beziehungen derselben zu Blutgefässen: Schon frühzeitig findet man in der Achse der Zellhaufen grössere Blutgefässe ohne jede selbständige Wandung vor, ein Verhalten, welches für die eigentümlichen Vaskularisationsverhältnisse des erwachsenen Organes von Bedeutung wird.


Tr
Ao
Pe
Ho
Apu
Vp
Stb
Oe
Sb
V
Ao

Respirationsapparat.

Dicht caudalwärts vom Kiemendarm entsteht schon sehr frühzeitig aus der ventralen Darmwand eine Rinne, welche sich immer mehr vom Mutterboden abschnürend und an ihrem caudalen Ende in zwei Hälften zerfallend, die beiden primitiven Lungensäcke bildet, welche vermittelst des verbin-

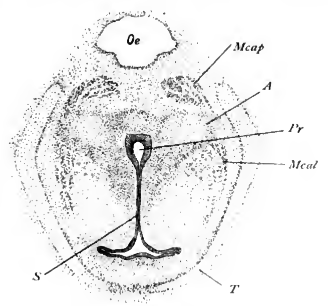


Abb. 108.
Querschnitt durch die Kehlkopfanlage eines Schafembryo (1,5 cm Länge) Schildknorpel (T) = knorpelig; Aryknorpel (A) = vorknorpelig; S = Epithel der Stimmritze; Pr = pars. respiratoria. Mcap = Musc. crico-arytaenoideus post. Mcal = Musc. crico-arytaen. lateralis. Oe = Oesophagus.

denden Luftganges mit dem Darm in Verbindung bleiben (Taf. 26).

In reichliches Mesenchymgewebe eingelagert, wachsen die Lungensäcke caudalwärts und umgreifen zum Teil den zwischen ihnen ziehenden Oesophagus. Schon frühzeitig treiben die epithelialen Wände der Säcke kurze Sprossen, zunächst nach Anzahl der

späteren Lungenlappen. Durch entsprechende Abgrenzung der dichten mesenchymatösen Bekleidung der epithelialen Wände werden somit die Anlagen der einzelnen Lungenlappen schon frühzeitig kenntlich. Das Weiterwachstum geht vom caudalen Ende des Lungenschlauches aus, welcher als Stammbronchus der Lunge bleibend, zahlreiche seitliche Sprossen, die Seitenbronchi hervorwachsen lässt (Taf. 25). Ein fortgesetzter Sprossungsvorgang der jeweiligen Blindenden des Bronchialstammes ist schliesslich auch für die Ausbildung des eigentlichen Lungenparenchyms, der Endbläschen, der späteren Alveolarsäcke und Alveolen, massgebend. Bei der Geburt des Foetus bringt der erste Atemzug die definitive Erweiterung der fertig präformierten Lungenbläschen mit sich.

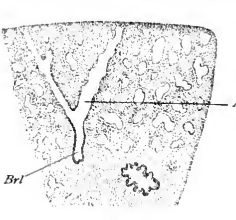


Abb. 109.
Lunge eines fast reifen Meerschweinfoetus. As = Alveolarsack und Alveolen; Brl. = Bronchiolus, rechts unten grösserer Bronchus.

Am Eingange in die Luftröhre legt sich der Kehlkopf an. Die Epithelwand der Luftröhre erfährt hier eine Zusammenpressung von beiden Seiten durch reichlich entwickelte Mesenchymmassen. Es zeichnen sich frühzeitig die Konturen der definitiven Stimmritze hervor, wobei es für kurze Zeit zur partiellen Verklebung eines Abschnittes der epithelialen Wände kommt. Aus dem umgebenden Mesenchymgewebe differenzieren sich die Muskeln und Knorpel des Kehlkopfes bis auf den Schildknorpel, welcher durch Verschmelzung aus dem 4. und 5. Schlundbogen und deren Copula sich anlegt (Abb. 108).

Entwickelung des Peritoneums und des Mesenteriums.

Die Leibeshöhle der Wirbeltiere entsteht durch Auseinanderweichen der beiden Mesodermblätter, von welchen das äussere, als Somatopleura bezeichnet, sich dem Ektoderm, das innere, Splanchnopleura, dem Entoderm innig anlegt. Gegen die Peripherie des Keimes hin wird das Lumen der Leibeshöhle immer schmäler und schliesslich durch Verschmelzen der beiden Blätter nach aussen hin abgeschlossen.

In der Verwertung der embryonalen Leibeshöhle, des sogenannten Coeloms, zum Aufbau des erwachsenen Organismus muss zwischen Holoblastiern und Meroblastiern streng geschieden werden. Indem bei ersteren kein Unterschied zwischen der Ausdehnung des Coeloms und der definitiven Leibeshöhle gemacht werden kann, da ja bei denselben überhaupt kein ausserembryonales Gebiet zustande kommt, ist bei den Meroblastiern die bleibende Leibeshöhle ein nur geringer medianer Abschnitt des weiten, über die ganze Dotterkugel, bei Amnioten auch zwischen dem Keim mit seinem Amnion und der Serosa sich erstreckenden Coeloms. Indem die zuerst flach ausgebreiteten, aus Ektoderm und Somatopleura bestehenden seitlichen Körperwände sich immer steiler über der Dotterkugel erheben und in das Coelom einschneiden, wird dasselbe in seinen proximalen, medialen Abschnitt, die bleibende Leibeshöhle und das nur embryonal persistierende, weite Exocoelom geschieden. Diese Scheidung wird jedoch perfekt erst, indem die Bauchplatten in der ventralen Medianlinie zur Verschmelzung kommen und somit die Leibeswand des Embryo bis auf die Nabelgegend abgeschlossen wird (vgl. Taf. 18, Fig. 2; Taf. 14, Fig. 1, 2).

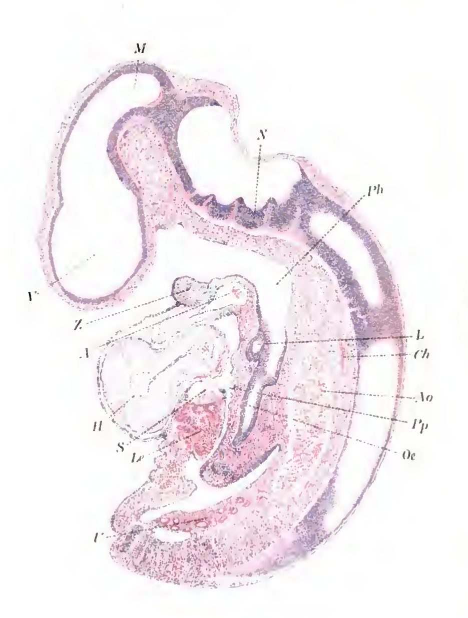
Da der dorsomediale Abschluss der innerhalb der Seitenplatten gelegenen Coelomhöhlen nicht bis zur Mittelebene reicht, bleibt zwischen demselben

Tab. 26.

Sagittalschnitt durch einen Kaninchenembryo, $2^1/_2$ mm lang, seitlich von der Medianebene. Pharynx und seine Fortsetzung in die Speiseröhre und Darmrohr der Länge nach getroffen. Die Pericardhöhle ist dorsalwärts noch nicht abgeschlossen, die zukünftige Brusthöhle steht mit der Bauchhöhle vermittelst der Duct. pleuropericardiaci in Verbindung. Septum transversum als ein noch rein ventrales Gebilde, als die Stelle der geschlossenen vorderen Darmpforte zu erkennen (vgl. Abb. 108). (Einige Schnitte mehr medianwärts öffnet sich die dem Septum mit der Leber unmittelbar caudal folgende Bauchwand und lässt den engen Nabelstiel durchtreten.) Im Septum transversum Wucherung der Leberbalken und Verzweigung der V. omphalo-mesaraica. Vgl. Taf 23, Fig. 2. A = Arcus Aortae, Ao = Aorta, Ch = Chorda, H = Herz, L = Lunge, Le = Leber, M = Mittelhirn, N = Neuromeren des Gehirnes, Oe = Oesophagus, Ph = Pharynx, Dp = Ductus pleuro-pericardiacus, S = Sinus transversus, U = Urniere, V = Vorderhirn, Z = Zunge.

---

ein sagittal gestellter medialer Substanzstreifen, welcher sich von der Chorda bis zum Entoderm erstreckt und auch die Aorta oder die noch paarigen Aorten in sich fasst; je mehr dieser Substanzstreifen in dorsoventraler Richtung an Ausdehnung zunimmt, je näher die Coelomwände von links und rechts gegen die Mittellinie vordringen, desto mehr gewinnt der mediane Substanzstreifen den Charakter eines Aufhängebandes für das in der Leibeshöhle suspendierte Darmrohr; er wird, mit anderen Worten, zum Mesenterium dorsale. Die Ausbildung desselben kommt, wie leicht ersichtlich, bei Holoblastiern und Meroblastiern in wesentlich übereinstimmender Weise zustande. Sehr verschieden ist dagegen der Abschluss der Leibeshöhle ventralwärts vom Darmrohr: Indem die Seitenplatten des Holoblastierembryo schon relativ frühzeitig den Dottervorrat des Keimes vollständig umwachsen (Taf. 8, Fig. 2 und Abb. 50), resp. eine spaltförmige Leibeshöhle sich innerhalb derselben ausbildet, kommt ventralwärts vom Darm eine dünne, sagittal verlaufende, von den Seitenplatten beiderseits umfasste Substanzlamelle zu-


M
N
Ph
V
Z
A
L
Ch
Ao
H
Pp
S
Le
Oe
U

stande, welche als Mesenterium ventrale das Darmrohr mit der ventralen Leibeswand verbindet. Da, wo ventralwärts vom Darmrohr sich andere Organ-

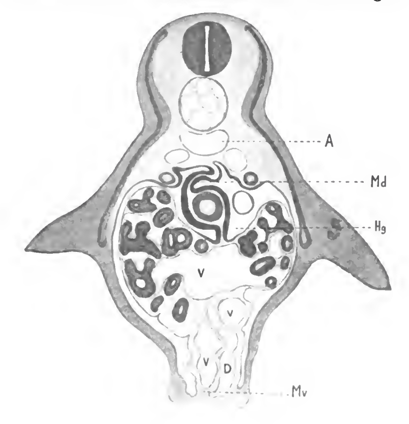


Abb. 110.
Querschnitt eines Selachierembryo in der Gegend cranialwärts von der Nabelöffnung. A = Aorta. D = Dottergang, dessen Verbindung mit dem Darm in einen anderen Schnitt fällt. Md = Mesogastrium dorsale mit Magen. Die Leber ist zwischen Lig. Hepatogastrieum (Hg) und Mesogastrium ventrale (Mv) eingeschaltet. In letzterem verlaufen Dottergang und beide Venen omphalo-mesentericae (v).

anlagen, namentlich der Herzschlauch und die Leberanlage befinden, werden dieselben zwischen die beiden, zur Näherung in der ventralen Medianebene

strebenden Wände des Coeloms ebenfalls eingefasst. Das Verhältnis gestaltet sich somit in dieser Region derart, dass das Herz, resp. die Leber zwischen den beiden Lamellen des Mesenterium eingeschaltet als Auftreibung desselben erscheinen (Abb. 110). Ein Mesenterium ventrale der Meroblastier kann selbstverständlich erst viel später, nach vollständiger Ablösung des Entodermrohres von der Dotterkugel zur Bildung kommen (Schemata A u. B, S. 74). Das Mesenterium ventrale wird jedoch nie zu einer in der ganzen Länge der Körperachse verlaufenden Lamelle, erstreckt sich vielmehr nur auf die Herz- und namentlich auf die Lebergegend. Im Gebiet der späteren Bauchhöhle schwindet dasselbe durch Vereinigung und Verschmelzung der beiden anstossenden Lamellen und macht einer einheitlichen Leibeshöhle Platz.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich von selbst, dass das Epithel der Seitenplatten den serösen Ueberzug der grossen Körperhöhlen liefert, das Somatopleura als parietales Blatt, das Splanchnopleura als viscerales Blatt persistiert. Die primitive Leibeshöhle umfasst nach dem Vorhergehenden die späteren, bei den Säugern völlig in sich abgeschlossenen Pericardial-, Pleural- und Abdominalhöhle. Zur Zeit, wo der Amniotenkeim mit seiner mittleren Körperregion noch flach über den Dotter ausgebreitet liegt, die definitive Leibeshöhle folglich noch nicht von dem Exocoelom geschieden ist, hebt sich das Verhalten der vorderen, vom Dotter abgehobenen Körperpartie desto schärfer hervor, da kranialwärts von der vorderen Darmpforte (s. Taf. 40, Fig. 1 u. 2 u. Abb. 108) eine bereits geschlossene Leibeshöhle besteht, welche die zukünftige Pericardial- und Pleurahöhle umfasst und vermittelst der dorsalwärts vom Septum transversum verlaufenden Ductus pleuropericardiaci mit dem noch nicht abgeschlossenen Coelom in Verbindung steht.

Der Abschluss der Pleurahöhle gegen die Bauch-

höhle — die Ausbildung des Zwerchfells, geht in zwei Hauptetappen vor sich. Die rein ventrale Bildung, das Septum transversum, liefert in seinem kranialen, von dem Leberparenchym frei gelassenen Abschnitt den ventralen Abschnitt des Zwerchfells; der Ab-

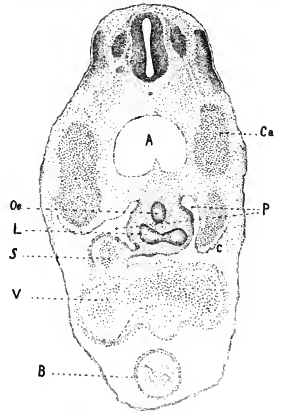


Abb. 111. (Erklärung s. S. 113.)

schluss der dorsalen Teile desselben setzt denjenigen der Ductus pleuro-pericardiaci caudalwärts voraus; als vorbereitender Vorgang dazu ist das Auftreten der Membrana pleuro-peritonealis anzusehen, welche von der dorsalen Wand der Leibeshöhle in der Nähe der Wurzel des dorsalen Mesenteriums

entspringend, rechts ventralwärts gegen den dorsalen Leberrand zieht und ein Nebengekröse für die Leber bildet (Abb. 113 rechts vom Magen), links dagegen viel schwächer ausgesprochen ist. In-

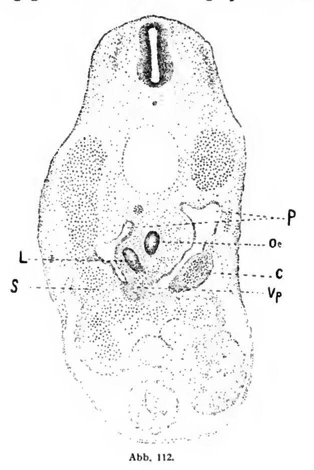


Abb. 112.

dem in das Nebengekröse die sich rasch entfaltende Lunge hineinwächst, weitet sie die mittlere Partie desselben mächtig aus; der caudalste Abschnitt des Gekröses wird nun in ähnlicher Weise von hineinwuchernden Leberschläuchen zur bedeutenden Brei-

tenentfaltung gebracht, wodurch schliesslich ein vollständiger caudaler Abschluss der Pleurahöhle erreicht wird. Eine analoge Breitenentfaltung der Mem-

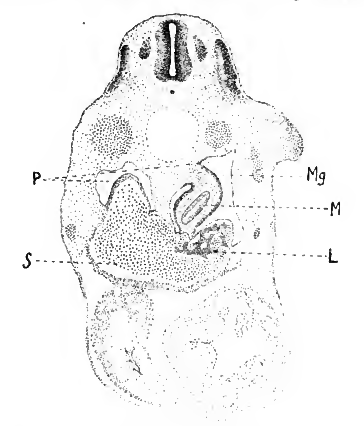


Abb. 113.

Abb. 111—113. Drei Querschnitte durch einen Kaninchenembryo in craniocaudaler Richtung, A = Aorta; Ca = V. Card. sup.; C = Duct. Cuvieri; B = Bulbus art.; L = Lunge (in Abb. 113 bedeutet L = Leber); M = Magen; Mg = Mesogastium; Oe = Oesophagus; P = Duct Pleuropericardiaci; S = Sinus venosus; Vp = Vena pulmonalis.

brana pleuro-peritonealis auf der linken Seite, hier unter bedeutender Beteiligung des die Cardia des Magens umgebenden Bindegewebes bringt auch hier den caudalen Verschluss der Pleurahöhle zustande.

Das nun in seiner ganzen Breite fertig vorliegende, aus einem unpaaren ventralen und paarigen dorsalen Abschnitten bestehende Zwerchfell ist zunächst ausschliesslich bindegewebig. Seine Muskulatur erhält es erst durch Hineinwucherung von Muskelknospen aus ventralen Somitenenden. Wir haben nun die weitere Ausbildung des Peritoneums und seiner Derivate zu verfolgen.

Der Bänderapparat der Leber kommt relativ spät zur definitiven Ausbildung, indem die Leber aus ihrer breiten Verbindung mit dem kranialwärts von ihr gelegenen Septum transversum durch immer weiter fortschreitendes Eindringen des Coeloms befreit wird. Das sagittal gestellte Lig. suspensorium entspricht dabei der ursprünglichen Verbindung der Leber mit der ventralen Bauchwand, dem ventralen Abschnitt des Mesogastrium ventrale. Der zwischen der dorsalen Leberfläche und der kleinen Magenkurvatur sich ausspannende Abschnitt des Mesogastrium ventrale ändert mit den Drehungen des Magens seine sagittale Richtung und persistiert als Omentum minus. (Ligamentum hepato-gastro-duodenale.) Das grosse Netz, resp. die Bursa omentalis, verdankt seine Entstehung sowohl der Flächenentfaltung des Mesogastrium dorsale, welches sich frühzeitig sackartig nach links ausbuchtet, als den bereits oben beschriebenen Drehungen des Magens, durch welche die grosse Kurvatur aus ihrer ursprünglichen dorsalen, sagittalen Lage in die definitive, frontale gebracht wird. Das, zwischen Leber und Magen sich ausspannende kleine Netz schliesst den Zutritt zur Bursa omentalis oberhalb der kleinen Magenkurvatur ab und gestattet den Eintritt in dieselbe nur durch das enge, nach vorn durch den freien Rand des kleinen Netzes, das Lig. hepato-duodenale begrenzte Foramen Winslowi. Die Wachstumsvorgänge und Drehungen des Darmrohres bringen Komplikationen in das ursprünglich sehr einfache Verhalten des sagittal

gestellten Mesenterium. Indem dasselbe an seiner Wurzel an der Wirbelsäule befestigt bleibt, macht sein ventraler am Darmrohr befestigter Rand sowohl die Schlängelungen des Dünndarmes als die Drehungen des Dickdarmes mit (Abb. 106, 107); es legen sich dabei grössere Abschnitte desselben mit der zugehörigen Darmschlinge der parietalen Leibeswand an und verschmelzen vollständig mit dem parietalen Peritoneum. Die betreffenden Darmabschnitte werden dadurch ihrer freien Lage innerhalb der Leibeshöhle auf dem Aufhängeband des Mesenteriums verlustig und kommen retroperitoneal zu liegen; das trifft in konstanter Weise für Pankreas und Duodenum zu. Die Beziehungen des Colon ascendens und descendens zu ihren Aufhängebändern sind dagegen wenig konstanter Art, indem der Grad der Beweglichkeit dieser Darmabschnitte individuell im hohen Grade variiert.

Kapitel VI.

Entwickelung des Bewegungsapparates.

Entwickelung der Wirbelsäule.

Die erste Andeutung eines axialen den ganzen Körper der Länge nach durchsetzenden und demselben als Stütze dienenden stabartigen Gebildes findet sich bereits bei den zu den Wirbellosen gehörenden Ascidien vor, deren Larven, sogenannte Appendicularien, in ihrer Entwickelung und Körperbau sehr weitgehende Homologien zu den Wirbeltieren bieten und ventral von dem Nervensystem einen elastischen, von Zellen umscheideten Stab besitzen, welcher in jeder Hinsicht der sogenannten Chorda dorsalis der Wirbeltierembryonen homologisiert werden kann.

Der bei Tunicaten vorübergehende larvale Zustand findet sich als dauernde morphologische Eigentümlichkeit des einzigen echten „Chordaten", des Amphioxus lanceolatus vor, welcher seinem ganzen morphologischen Charakter nach als ein in seiner Ausbildung zurückgebliebenes, mit rudimentären Organen versehenes Wirbeltier zu betrachten ist. In der ganzen Längsachse seines Körpers verläuft als elastische Stütze desselben ein mächtiger zylindrischer Stab, welcher aus dünnen, lamellenartig umgewandelten Zellen aufgebaut und von einer dünnen homogenen Chordascheide umgeben wird. Von der Chordascheide gehen nach verschiedenen Richtungen des Körpers straffe Faserzüge ab, welche den Stützapparat des Körpers vervollständigen. Das Achsen-

skelett des Amphioxus enthält somit weder knorpelige noch knöcherne Bestandteile, überhaupt keine Hartgebilde. Der für den „Chordaten" Amphioxus definitive Zustand wird zu einem embryonalen, vorübergehenden für alle Wirbeltiere, mit den tiefstehenden Cyclostomen angefangen. Bei allen, ohne Ausnahme, Wirbeltieren wird die Chorda dorsalis als erstes axiales Gebilde angelegt, kommt jedoch nur bei Anamniern zur weiteren Entfaltung und behält nur bei niederen Repräsentanten derselben, bei Cyclostomen und Knorpelfischen, eine bleibende stützende Funktion. Die ziemlich ansehnliche Chorda der Sauropsidenembryonen und der dünne, rudimentäre axiale Stab der Säugerembryonen sind rein embryonale Gebilde, welche im erwachsenen Organismus nur in ganz bedeutungslosen Spuren nachweisbar sind. Die Stütze des Körpers wird durch die viel leistungsfähigere Wirbelsäule übernommen, deren Beziehungen zu der früher auftretenden Chorda dorsalis nur topographischer, nicht genetischer Art sind. Die Elemente der Chorda sind in der Tat an der Bildung der Wirbelsäule in keiner Hinsicht beteiligt. Die Ausbildungshöhe der ersteren steht vielmehr

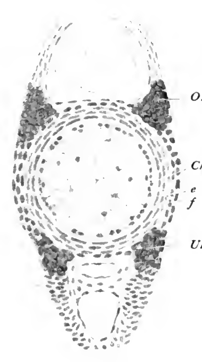


Abb. 114.
Querschnitt durch die Wirbelsäule eines Selachiers. Ch = Chorda; e = Tun. elastica int.; f = Tun. fibrosa; O. B. = Obere Bögen; U. B. = Untere Bögen (nach Schauinsland).

im umgekehrten Verhältnisse zu derjenigen der letzteren, indem das Anlagematerial der Wirbelsäule die Chorda allseits eng umschliesst und durch Druck zum teilweisen oder vollständigen Schwund bringt. *Die Chorda dorsalis darf somit keinesfalls als ein frühes Entwickelungsstadium der Wirbelsäule, vielmehr nur als deren Vorläufer angesehen werden.*

Die ersten Entwickelungsstufen der Chorda dorsalis, ihre Abschnürung, wurden bereits in früheren Abschnitten geschildert. Die Chordazellen ordnen sich, auf einem Querschnitte betrachtet, ziemlich regellos, auf einem Längsschnitte erinnert der Zellstrang etwa an eine Geldrolle (Taf. 39, Fig. 1). Es handelt sich um dünne Lamellen, welche die ganze Höhe der Chorda einnehmen, wobei die Kerne, in verschiedenen Höhen gelagert, im Längsschnitte dem Bilde das Aussehen eines mehrzeiligen Epithels verleihen. Schon frühzeitig treten im Zellplasma vereinzelte grössere und kleinere Vacuolen auf, welche zu grösseren Gebilden zusammenfliessend die Zelle ganz enorm auftreiben, was natürlich eine bedeutende Längenzunahme der Chorda zur Folge hat. Der Querdurchmesser derselben nimmt dabei nur relativ unbedeutend zu. Durch die sehr weitgehende vollständige Vacuolisation des ganzen Zelleibes wird das Zellplasma bis auf eine dünne, membranartige wandständige Lamelle reduziert, der Kern der Zelle ebenfalls an die Wand gedrückt, wodurch die Chordazellen dem pflanzlichen Zelltypus im hohen Masse ähnlich werden. Indem die überwiegende Mehrzahl der Zellkerne mit zugehörigen Plasmaresten dicht an die Oberfläche der Chorda gedrängt werden und sich daselbst in einen fast kontinuierlichen Verband einordnen, spricht man vielfach auf diesem Stadium von einem Chordaepithel.

Die Vacuolisation der Chorda ist am ausgesprochensten bei den Fischen, fehlt aber auch nicht den Amphibien und den Sauropsiden, nament-

lich den Reptilien. Die rudimentäre Chorda der Säuger verbleibt dagegen bis zu ihrem Schwunde auf ihrem ursprünglichen Zustande und setzt sich aus kleinen nicht vacuolisierten Zellen zusammen.

Die vacuolisierte Chorda umgibt sich mit einer namentlich bei Anamniern ziemlich mächtigen Scheide, an der man die äussere Schicht als elastische, die innere als fibröse Scheide unterscheiden kann; beide werden vom Chordaepithel selbst ausgeschieden, sind zunächst völlig zellfrei; auf späteren Stadien dringen zahlreiche Zellen aus dem umgebenden Mesenchym durch die Elastica in die fibröse Schicht ein.*) Die Chordascheide gestaltet sich schliesslich zu einem mächtigen vielschichtigen Zellager.

Das Material für die eigentliche Wirbelsäule entstammt in voller Unabhängigkeit von der Chorda, aus der medialen unteren Wand des Somitenkörpers, welche als sogenanntes Sclerotom bezeichnet, einen von dem übrigen Material der Somiten ganz abweichenden Weg einschlägt. Bei einigen Anamniern, namentlich bei Cyclostomen und Selachiern, schiebt sich das Sclerotom als eine blindsackartige Ausbuchtung zwischen diese Somitenstreifen und die Chorda ein, um nun mesenchymatös zu zerfallen und in dieser Form die Chorda einzuhüllen. Bei den meisten anderen Formen tritt das Sclerotom von vorne herein als eine reiche mesenchymatöse Quelle auf, welche den freien Raum zwischen dem Somiten, der Chorda und dem Medullarrohr mit ihren Elementen dicht ausfüllt.

Die Mesenchymmasse eines Sclerotoms hält im allgemeinen die Grenzen ihres Somiten in craniocaudaler Richtung scharf ein; intersegmental verlaufende Gefässtämme bringen dieselben noch schärfer zum Ausdruck.

---

*) Anm. Die Elastica schwindet schliesslich, es sondert sich jedoch als elastica int. die innerste zellenfreie Lage der Fibrosa ab. (Abb. 114).

Das Mesenchym verdichtet sich allmählich um die Chorda herum und lässt bald ziemlich scharfe Konturen eines vorknorpeligen „primären" Wirbels erkennen, an dem man den Wirbelkörper und untere und obere Wirbelbögen unterscheiden kann. Die oberen (Neural-) Bögen umfassen das Medullarrohr ventral- und lateralwärts und laufen dorsalwärts in eine bindegewebige, ziemlich lange persistierende Membrana reuniens aus.

Es ist evident, dass die mesenchymatöse Sclerotommasse, welche die Chorda und das Medullarrohr in der Breitenausdehnung des ganzen Somiten

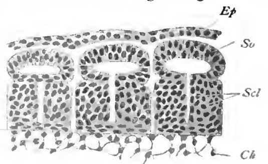


Abb. 115.

Teil eines Frontalschnittes durch einen Vogelembryo. Ch. = Chorda; Ep = Epidermis; Scl = Sclerotom; So = Somit. Die Somitenhöhle setzt sich spaltförmig in die Sclerotommasse fort und deutet den ersten Schritt der definitiven Gliederung der Wirbelsäule an (nach Schauinsland aus O. Hertwig).

einhüllt, nicht nur das Vorknorpelmaterial für die Wirbelbögen, sondern auch den späteren Bänderapparat usw. zu liefern hat, wobei der Neuralbogen aus der hinteren Hälfte der primären Wirbel sich anlegt.

Der Weiterausgestaltung des primären Wirbels zum definitiven knorpeligen Gebilde geht ein eigentümlicher Umgliederungsvorgang der Wirbelsäule voran, dessen Wesen sich aus der Berücksichtigung der Beziehungen der ausgebildeten Wirbelsäule zur segmentalen Muskulatur ergibt.

Damit ein Muskel durch seine Kontraktion ein Gelenk beeinflussen kann, muss er selbstverständlich

Befestigungspunkte an beiden das Gelenk bildenden Knochen besitzen, mit anderen Worten, das Gelenk selbst überspringen. Dieses trifft in der Tat zu für das Verhalten der aus den Somiten entstehenden segmentalen Rumpfmuskulatur zum entsprechenden definitiven resp. ausgebildeten Wirbel, nicht jedoch für die topographische Beziehung des primären Wirbels zum entsprechenden Somiten, dessen Grenzen mit dem entsprechenden Sclerotom zusammentreffen. Die Vorbereitungen zur Umgliederung der Wirbelsäuleanlage werden schon sehr frühzeitig, bereits auf dem mesenchymatösen Stadium des Sclerotoms getroffen, indem in der Mitte desselben eine Aufhellung, der sogenannte Intersegmental- oder Intervertebralspalt auftritt, welcher bei vielen Formen, namentlich bei Sauropsiden, in Verbindung mit der Somitenhöhle steht. Bei der Sonderung des primären Wirbels in eine kraniale und caudale Hälfte wird die Anlage des Wirbelbogens der caudalen Hälfte zugewiesen. Bei dem nun folgenden Prozesse der Vorknorpelbildung, resp. Verknorpelung, fliesst die caudale Hälfte des jeweiligen kranialen (vorderen) Wirbels mit der kranialen Hälfte des caudalen (hinteren) zu einem einheitlichen Körper zusammen; es wird dadurch die intersegmentale Lage des definitiven Wirbelkörpers, sowie die Zugehörigkeit des Wirbelbogens zur kranialen Hälfte des Wirbelkörpers erklärlich.

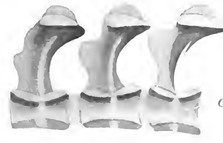


Abb. 116.
Wirbelsäule eines älteren Vogelembryo halbiert und von der Medianseite betrachtet. Die hellen Knorpelfugen in den Wirbelkörpern und Wirbelbögen lassen die Entstehung der definitiven Wirbel durch Verschmelzung aus zwei Hälften der primären Wirbel erkennen. Ch. = Chorda dorsalis (nach Schauinsland aus O. Hertwig).

Durch Bildung und Verknorpelung des Wirbelkörpers wird die Chorda dorsalis der Amnioten allseits komprimiert und degeneriert schliesslich bis auf geringe Spuren. Die Chorda in der Wirbelsäule der meisten Sauropsiden schwindet fast völlig in den Zwischenwirbelräumen und bleibt lange Zeit in rosenkranzartigen Anschwellungen innerhalb der Wirbelkörper selbst bestehen; umgekehrt bei Säugern, deren Chorda innerhalb der Wirbelkörper selbst spurlos schwindet, in den Intervertebralräumen dagegen sehr bedeutend wuchert und die Grundlage für den soge-

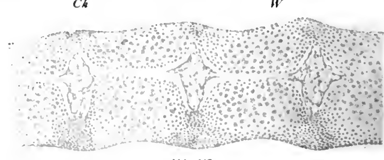


Abb. 117.
Mediansehnitt durch die Wirbelkörper eines Schalembryo (ca. 20 mm Länge). Ch. = Stark gewucherte Chordareste (liefern den späteren Nucleus pulposus der Intervertebralscheibe), ein zellfreier Canal in der Knorpelmasse deutet die bis auf geringe Spuren verschwundene Chorda innerhalb der Wirbelkörper (W) an.

nannten Nucleus pulposus der Intervertebralscheibe abgibt (Abb. 117).

Der völlig verknorpelte Wirbel vereinigt in einem einheitlichen Stücke den eigentlichen Wirbelkörper mit dem Wirbelbogen und den Seitenfortsätzen, in der Brustregion auch die Rippen, welche aus den sog. unteren Bögen der Anlage entstehen (Taf. 46). Die Membrana reuniens weicht auf späteren Entwickelungsstadien den weiter vordringenden knorpeligen Neuralbögen, welche schliesslich zur Vereinigung gelangen und den Dornfortsatz aus der Vereinigungsstelle entstehen lassen.

Es wurde bereits vorhin hervorgehoben, dass

die Rippenanlagen in einem Gusse mit dem eigentlichen Wirbelkörper entstehen und eine gelenkige Verbindung zwischen beiden erst sekundär, nach Verknorpelung der Anlage ausgebildet wird. Von ihren ersten Anlagen wachsen die Rippen ventralwärts aus; ihre ventralen freien Enden werden jedoch durch einen knorpeligen Längsstreifen verbunden, deren Verwachsung in der Mittellinie zur Bildung des Sternums führt. Die Verknöcherung der Wirbel geht von drei Ossifikationspunkten aus, je einem in jedem Bogen und im Wirbelkörper. Letzterer entsteht zuerst dorsal von der Chorda und umgibt dieselbe von allen Seiten, wobei sie zum definitiven Schwunde gebracht wird.

Entwickelung des Schädels.

Schon in der ersten Anlage des Schädels kommen seine Beziehungen zum System der Sinnesorgane und des Gehirns einerseits, zum Digestions- und Athemapparat andererseits scharf zum Ausdruck. Indem beide Anlagen im Beginne räumlich scharf voneinander geschieden sind und wenn überhaupt, so nur in einem sehr lockeren Zusammenhange miteinander stehen, lassen sich in der ganzen Wirbeltierreihe das sogenannte Cranium (Neurocranium) von dem Visceralskelett mit aller wünschenswerten Schärfe trennen. Ersteres ist als eine zur Aufnahme des Sinnesapparates des Kopfes und des Gehirnes bestimmte Bildung anzusehen, das Visceralskelett besteht aus Hartgebilden, welche zum Teil zur Ergreifung und ersten Verarbeitung der Nahrung, zum anderen als Stützen für Atemorgane (Kiemenbögen) dienen. Dieser strengen Sonderung beider Systeme sowohl im bleibenden Aufbau niederer Wirbeltierformen, wie in der Ontogenese der höheren, stellt sich allerdings ein eigentümlicher, bei Amnioten auftretender Funktionswechsel einiger Teile des Visceralskelettes entgegen, welcher dieselben ihres ursprüng-

lichen Charakters entkleidend in den Dienst des Gehörorganes als schalleitenden Apparat stellt.

Dass die Gestaltung des Neurocraniums im vollen Umfange durch den Ausbildungsgrad der zu beherbergenden Sinnesorgane und Gehirnes beherrscht wird, ergibt sich mit besonderer Deutlichkeit bei vergleichender Betrachtung vergleichend-anatomischer Tatsachen mit denjenigen der Ontogenese.

Entsprechend dem hohen Ausbildungsgrade der Sinnesorgane und der sehr niedrigen Organisationsstufe des Gehirnes der niederen Wirbeltiere, namentlich der Fische, finden wir das Cranium derselben als eine sehr enge, zur Aufnahme des kleinen Gehirnes bestimmte Kapsel vor, welche in ihrer Bedeutung für die Formgestaltung des ganzen Schädels, im Vergleich zu den mächtig entwickelten Geruchkapseln, Gehörkapseln und Orbitalanlagen völlig in den Hintergrund tritt. Der geringen Weiterentwickelung des Gehirnes in den späteren Entwickelungsstadien entsprechend, legt sich die Schädelkapsel fast unmittelbar in ihrem ganzen Umfange und Kapazität an, umschliesst allseits die Gehirnanlage und nimmt nur nach Massgabe des allgemeinen Wachstums des Organismus an Umfang zu. Indem sie bei Cyclostomen, Selachiern und Knorpelganoiden zeitlebens als einheitliche knorpelige Kapsel verbleibt, treten schon bei Teleostiern in bestimmten, ausgedehnten Bezirken derselben Ossifikationsvorgänge auf, welche jedoch die Form und Gestaltung des Ganzen ziemlich unberührt lassen.

Wir sprechen somit in diesen Fällen von einem knorpeligen oder knorpelig präformierten Primordialcranium, welcher in seiner ersten ursprünglichen Anlage bereits den definitiven Umfang und Konfiguration der Schädelhöhle bestimmt.

Im Gegensatz zu diesem einfacheren Verhalten der niederen Wirbeltierformen geht die Ausbildung des Craniums der höheren Wirbeltiere aus zwei di-

stinkten Anlagen vor sich, welche zur Unterscheidung des knorpelig präformierten Primordialcranium, wie in der ersten Kategorie, von einem neu hinzukommenden, dem häutigen, führen. Es ergibt sich daraus von selbst, dass im Gegensatz zum Knorpelcranium der niederen Formen die entsprechende Bildung der höheren Formen keine vollständige, in sich abgeschlossene Gehirnkapsel, sondern nur einen Teil derselben, und zwar die Schädelbasis bildet. Das eigentliche Schädeldach läuft an Stelle eines knorpeligen Vorstadiums ein häutiges durch. Das embryonale Gehirn ruht somit in einer relativ flachen knorpeligen Schale, dem Primordialcranium, und wird von einer faserigen Membran überdacht, welche, ohne bestimmte ausgesprochene Eigenform, sich der mächtigen Entfaltung des wachsenden Gehirnes nicht widersetzt und erst auf späteren Embryonalstadien zu verknöchern beginnt, zur Zeit, wo die typische Ausgestaltung der Schädelform, in erster Linie durch das Gehirn, bereits vollzogene Tatsache ist.

Wir kommen somit in der Ontogenese des Craniums, namentlich der höheren Wirbeltiere, zur Unterscheidung knorpelig präformierter (primordialer) Knochen von häutig präformierten oder Belegknochen. Diese zweifache Herkunft der Schädelknochen kehrt jedoch auch in der Ontogenese der visceralen Partien des Schädels wieder, wo wir neben primordialen Knochen, welche durch unmittelbare Verknöcherung der knorpeligen Kiemenbögen entstehen, auch echte Belegknochen vorfinden, welche zum Teil in nächster Nachbarschaft entsprechender knorpeliger Gebilde auftretend, dieselben im Laufe der Ontogenese allmählich verdrängen.

Das erste Auftreten der Haut- oder Belegknochen ist bei Ganoiden zu konstatieren, deren Kopf von einem ganz oberflächlich gelegenen knöchernen Panzer aus kleineren und grösseren flachen Knochen eingefasst ist. Diese Knochen verbleiben jedoch als

echte Integumentgebilde dauernd an der Körperoberfläche und treten in keinerlei Beziehung zum Primordialcranium, welches allein für die Einschliessung des Gehirnes in Betracht kommt.

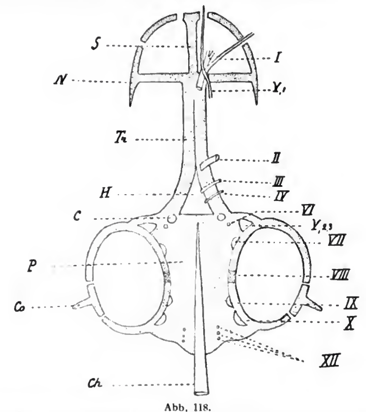


Abb. 118.

Schema einer Primordialcraniumanlage, von oben betrachtet (nach Gaupp). I bis XII = Austrittsstellen der Hirnnerven; Ch = Chorda; P = Parachordalplatten, seitlich von denselben = Labyrinthblasen; C = Canalis caroticus; Co = Columella; H = Hypophysenloch; Tr = Trabekel; N = Nasenkapsel; S = Septum narium.

Die engen Beziehungen der Belegknochen zu den knöchernen Hautgebilden, deren Prototypus die sogenannten Plakoidschuppen sind, kommen mit besonderer Deutlichkeit bei der Ausbildung einiger Gaumenknochen zum Ausdruck, welche zum Teil, bei

Amphibien, auch ontogenetisch innerhalb der Mundschleimhaut aus einzelnen zahnähnlichen Gebilden entstehen, welche mit ihren Zockeln verschmelzen und erst nachträglich eine kontinuierliche knöcherne Platte bilden, welche das entsprechende knorpelige Gebilde verdrängt.

Der grössere Teil der Belegknochen der höheren Wirbeltiere entsteht jedoch ohne unmittelbare onto-

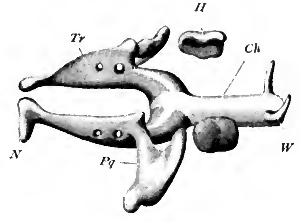


Abb. 119.
Modell des Primordialcranium von Triton. Ch. = Chorda dors.; H = Hörkapseln; N = Anlage der Nasenkapseln; Tr. = Trabeculae; Pq = Palatoquadratum; W = Wirbelbogen (nach Stöhr aus Gaupp).

genetische Beziehung zum Integument und zwar, wie bereits erwähnt, durch direkte Ossifikation häutiger Membranen, vermittelst spezieller „Osteoblasten".

Die Verknöcherung knorpelig präformierter Teile geht ebenfalls von Osteoblasten, und zwar entweder perichondral oder endochondral vor sich. (Vgl. Lehrbücher der Histologie.)

In der ersten Anlage des Cranium, welche in der ganzen Wirbeltierreihe durchgehende Analogien bietet, lässt sich eine, im ganzen ziemlich scharfe Sonderung in zwei Hauptabschnitte durchführen. Die Chorda dorsalis, welche sehr weit nach vorne, bis

in die Mittelhirnbeuge vordringend, sich frühzeitig von knorpeligen Anlagen des Craniums umgibt, liefert die Bezeichnung für den hinteren chordalen Abschnitt, welchem sich nach vorne der grössere praechordale anschliesst.

Als erste Andeutung der Skelettbildung des chordalen Abschnittes treten beiderseits von der Chorda dorsalis dichte Mesenchymmassen auf, welche sich bald zum embryonalen, sogenannten „Vorknorpel" verdichten. Diese „Parachordalia" umgeben nun allseits die Chorda dorsalis und verschmelzen zu einer einheitlichen Basalplatte, welche nach vorne bis in die Gegend der Mittelhirnbeuge reicht, wo sie mit ihrem vordersten Abschnitt die sogenannte Sattellehne bildet.

Innerhalb der Basalplatte lassen sich wiederum zwei Abschnitte, eine hintere pars occipitalis, von einer vorderen pars otica, unterscheiden. Die Grenze beider wird durch die Austrittsstelle des n. Vagus gegeben.

Die, in der Gegend des pars otica der Basalplatte, seitlich von derselben gelegenen ansehnlichen Gehörbläschen umgeben sich frühzeitig mit entsprechenden vorknorpeligen Ohrkapseln, welche mehr oder weniger vollständig mit den lateralen Rändern der Basalplatte verschmelzend, zur basalen und seitlichen Begrenzung der Basis cranii beitragen. Die Basalplatte selbst bleibt dabei naturgemäss relativ schmal und eben, in der Occipitalregion dagegen erheben sich ihre Seitenränder zu mehr oder weniger steilen Seitenpfeilern (Occipitalbögen), welche in manchen Fällen die Medulla vollständig umgehend, in der Medianebene miteinander verschmelzen.

In dem praechordalen Abschnitte des Cranium sind als einzige in ihrer Gestalt typische und scharf umgrenzte Gebilde, die sogenannten Trabekel (Trabeculae baseos cranii) zu unterscheiden. Dem Vorderende der Basalplatte sich mehr oder weniger un-

mittelbar anschliessend, legen sich die Trabekel in der Gegend des Vorderhirnes als zwei distinkte Platten an, welche in ihrem hinteren Abschnitte eine Lücke, die Fenestra basocranialis oder Hypophyseos, aussparend, nach vorne zu in vielen Fällen miteinander verschmelzen und eine mediane Scheidewand (Septum interorbitale) in der Orbitalgegend ausbilden. Die Trabeculae reichen bis in die Gegend der Riechgruben, wo sie in vielen Fällen, als erste Andeutung der Riechkapseln, sogenannte Trabecularhörner entstehen lassen. So typisch und gleichförmig in der ganzen Wirbeltierreihe die erwähnten Bildungen der Schädelbasis sind, so verschiedenartig und atypisch sind die Verknorpelungen, welche zum seitlichen Abschluss und Bildung des Daches des Primordialcraniums führen. Es entstehen stets Knorpellamellen oder deren Komplexe in der Orbitalgegend als Begrenzung der zur Aufnahme des Sehorganes bestimmten Orbitalhöhle und mächtige, mehr oder weniger vollständig umschlossene Geruchkapseln. Die Seitenwände des knorpeligen Primordialcranium bleiben mit mannigfachen Defekten und Lücken versehen, welche zum Teil durch später hinzukommende Belegknochen ausgefüllt werden.

Das Dach des knorpeligen Cranium bleibt in allen Fällen unvollständig, da die Schädelkapsel auch der Selachier eine bleibende, ansehnliche Praefrontallücke aufweist. Die knorpelige Ueberdachung des Cranium der niederen Wirbeltiere ist nichtsdestoweniger ziemlich ausgiebig: indem z. B. bei Teleostiern ein relativ unbedeutender Teil des Daches durch eine bindegewebige Lamelle ergänzt wird, beherrschen die bedeutenden knorpeligen Tectum synoticum und Tectum cranii die Konturen des Daches. Die knorpelige Schale des Craniums der höheren Wirbeltiere wird immer flacher und nach oben weit klaffend, was einen grösseren Spielraum der häutigen Dachmembran offen lässt; es machen

Abb. 120.

Schädel eines Frosches nach der Metamorphose. Grau = Primordialcranium; Gelb = Belegknochen. Letztere nur auf der rechten Seite dargestellt. Die weite Lücke im Cranium (links) lässt in der Tiefe der Schädelhöhle das Foramen opticum (O) erkennen. A = Hörkapsel: E = Ethmoidale; Fp = Frontoparietale; M = Maxillare: N = Nasale; Pr = Praemaxillare; Pq = Palatoquadratum; Ppt. Proc. pterygoideus; Pt = Pterygoid; T = Tympanicum (nach Gaupp).

Abb. 121.

Modell des Schädels eines Hühnerembryo Grau = Bestandteile des Primordialcramium; Gelb = Belegknochen; Co = Columella; D = Dentale; F = Frontale; M = Maxillare; N = Nasale; P = Parietale; Pa = Palatinum; Pf. = Praefrontale; Pr = Praemaxillare; Pt = Pterygoid; Ps = Parasphenoid; Q = Quadratum; S = Squamosum; Si = Septum internasale; Sp = Sphdyenoidale; Z = Zygomaticum (nach Tonkoff, aus Gaupp).

---

sich diese veränderten Beziehungen der beiden Componenten der Schädelkapsel namentlich in der Occipitalregion derselben merkbar. Das Tectum synoticum der niederen Wirbeltiere ist eine annähernd horizontal gestellte Lamelle, welche einen Teil des *Schädeldaches* ausmacht. Bei den höheren Formen stellt sich die Lamelle mehr vertical, bei Säugern ist die Innenfläche bereits nach oben, die Aussenfläche nach unten gekehrt, beim Menschen schliesslich ist die Innenfläche der Lamelle so weit nach aussen gekehrt, dass die Lage derselben zu einer leicht geneigten, im Vergleich zur ursprünglichen um fast 180^0 gedrehten wird;*) dass dadurch das Dach der Schädelhöhle weit offen und für das Gehirn ein weiter Hohlraum direkt praeformiert wird, ist evident. *Aus einem Bestandteil des Schädeldaches wird das Tectum synoticum somit zum hintersten Teil der Schädelbasis.*

Was im speziellen die Entstehung des Chondrocranium der Säuger und des Menschen betrifft, so ist zu bemerken, dass der embryonale Knorpel ziemlich gleichzeitig an der ganzen Schädelbasis auftritt und im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren scharf begrenzte Trabeculae streng genommen nicht nach-

---

***) Vergleiche die Begrenzung des Foram occipitale in Abb. 120 und 122.**

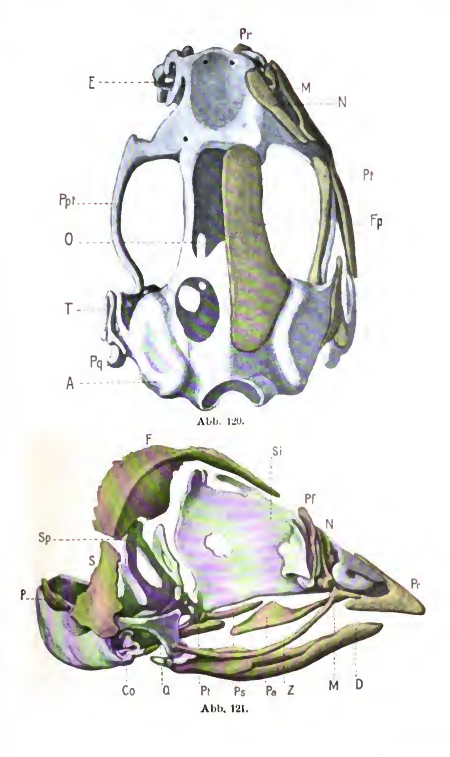


Abb. 120.

Abb. 121.

weisbar sind und durch eine mehr diffuse Verknorpelung ersetzt werden. Zwischen den beiden Teilen der Basalplatte — der Pars occipitalis und otica einerseits und den Ohrkapseln andererseits, bleibt ein For. jugulare ausgespart. Innerhalb der Basalplatte verläuft die Chorda dors. bis in die Gegend der späteren Sattellehne, wo sie dicht hinter der Hypophysenanlage, zuweilen mit unregelmässigen Wucherungen abschliesst (vgl. Taf. 42). Im praechordalen Abschnitte der Schädelbasis wird auch bei Säugern und beim Menschen für die Hypophyse ein Kanal gebildet. Es schliessen sich lateralwärts die knorpeligen Anlagen der Alae temporales und Alae orbitales an. Die Ethmoidalgegend bildet mit einem kielartigen Vorsprung den vordersten Abschluss des Primordialcranium, welches somit mit der eigentlichen Gesichtsbildung nichts zu tun hat. Das Ethmoidale liefert eine knorpelige Schale für die Riechhöhlen, wobei ein eigentlicher Boden für letztere nicht gebildet wird. Es hat dementsprechend das knorpelige Massiv, auf einem Frontalschnitt betrachtet, die Form eines T mit langen Seitenschenkeln (vgl. Taf. 50).

Die Entstehung des Primordialcranium als des sowohl ursprünglichsten als ontogenetisch am frühesten auftretenden Schädelteiles forderte schon frühzeitig zu Versuchen zur Aufklärung seiner Phylogenese auf. Indem, schon von Goethe angefangen, zunächst nach recht vagen Analogien der einzelnen Schädelteile mit echten Wirbeln gesucht wurde, gewann die Frage nach den genetischen Beziehungen zwischen Rumpf- und Kopfskelett sowohl durch die scharfe, strenge Fassung derselben in vergleichend-anatomischer Hinsicht durch G e g e n b a u r als durch embryologische Befunde zahlreicher Forscher einen wissenschaftlichen Boden. Es fand gleichzeitig, namentlich von embryologischer Seite, eine Verschiebung der Frage selbst statt, indem letztere aus einem Schädelproblem zu einem Kopfproblem erweitert

wurde. Es handelt sich somit in der Gegenwart um das Aufsuchen im Kopfe segmental angeordneter Teile, seien es Skelettstücke, Muskeln oder Nerven, welche eine Homologisierung des ganzen Kopfes oder wenigstens eines Teiles desselben mit Rumpfsegmenten gestatten dürfte. Es könnten dann diese Befunde zur Aufstellung eines Schemas der Phylogenese des Wirbeltierkopfes verwertet werden.

Die Ontogenese des Wirbeltierkopfes vermag uns in der Tat Spuren solcher Segmentation aufzudecken, wenn auch dieselben namentlich in bezug auf die Schädelanlagen keine besonders ausgiebigen sind und im Vergleich zu segmentalen Spuren im Muskel- und Nervensystem bedeutend zurücktreten.

Es ist dabei zunächst hervorzuheben, dass der segmentale Charakter nur an Occipitalteile des Schädels nachweisbar ist; wenn auch die mediale Partie der Basalplatte als einheitliches Ganzes angelegt wird und verknorpelt, so erheben sich die Seitenpfeiler derselben, namentlich im vorknorpeligen Stadium, als streifige Substanzverdichtungen, welchen eine Aehnlichkeit mit Wirbelbögen nicht abgesprochen werden kann. Eine tiefere Bedeutung besitzen jedoch die Verhältnisse der Muskulatur und der Nerven der Occipitalregion. Die Muskulaturanlagen sind hier streng segmental als Myotome angeordnet, welche den Segmentierungen der knorpeligen Anlage entsprechen; auch die Nervenstämme sind segmental und nach dem Typus der Spinalnerven aus entsprechenden dorsalen und ventralen Wurzeln zusammengesetzt. Erst in weiteren Ontogenesestadien schwinden die mit Spinalganglien verknüpften Dorsalwurzeln, die ventralen fliessen dagegen zu einem einzigen Stamme, dem rein motorischen N. hypoglossus, zusammen.

Im Sinne der Phylogenese werden die geschilderten Befunde in dem Sinne aufgefasst, dass dem in seinem Charakter und Bestande primitivsten, inner-

halb der Wirbeltierreihe auftretenden Schädel, dem Paleocranium, sich nachträglich einige Halswirbel, resp. Halssegmente, angliedern, resp. mit demselben verschmelzen und die Ausdehnung des Schädels da-

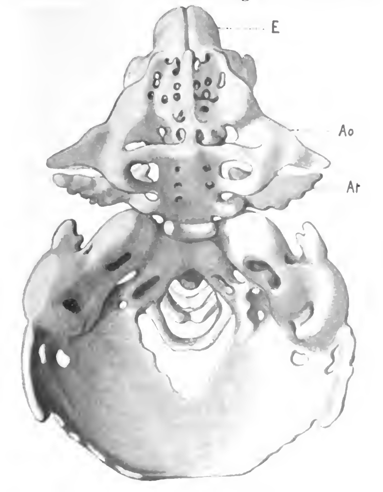


Abb. 122.
Modell des Primordialcranium des Menschen. — Ansicht von oben — E = Ethmoidale; Ao = Ala orbitalis; At = Ala temporalis. Das Occipitale, die Pars petrosa mit den entsprechenden Lücken sind durch Vergleich mit den Verhältnissen d. fertigen Schädels zu erkennen (nach O. Hertwig).

durch vergrössern. Die, durch Einbeziehung der Rumpfsegmente dem Kopfe angegliederten, ursprünglich segmentalen Nerven werden als spino-occipitale bezeichnet.

Auf der niedersten Stufe der Wirbeltierreihe, bei Cyclostomen finden wir in der Tat ein solches Paleocranium vor; es fehlt dem Schädel derselben überhaupt jedes Homologon der Occipitalregion mit der Pars otica, resp. die Durchtrittsstelle des N. Vagus schliesst den Schädel gegen den Rumpf ab.

Bei allen übrigen Wirbeltieren finden wir den Zustand eines „Neocranium" vor, wobei allerdings die Anzahl der mit dem Kopf verschmolzenen Segmente eine verschiedene ist. Auch ist die Anzahl der einzelnen segmentalen Bestandteile, welche assimiliert werden, nicht die gleiche oder, objektiver ausgedrückt, die Segmentierung des Mesodermes, die somitentragende Kopfregion, resp. die Somitenzahl, ist eine viel ausgedehntere als die entsprechende Wirbelzahl. So sind z. B. in der metotischen Kopfregion der Selachier 7 Somiten und nur 5 Skelettsegmente festgestellt. Es wird dabei die Segmentierung des Mesodermes in der praeotischen Kopfregion nicht mit in Betracht gezogen (vgl. nächsten Abschnitt), da dieselbe ja eines ganz anderen Charakters ist. Was die Amnioten und speziell die Säuger betrifft, so entsteht ihr occipitaler Teil durch Verschmelzung von 4 Wirbeläquivalenten, wobei allerdings an den Skelettanlagen selbst nur Spuren der einzelnen Wirbelbögen nachgewiesen werden können und die Verknorpelung wie aus einem Guss erfolgt; nur der letzte Wirbel lässt sich auch auf späteren Ontogenesestadien als wohlbegrenztes individualisiertes Gebilde erkennen. Zu den entsprechenden Myotomen treten 3 spino-occipitale Wurzeln, welche, wie erwähnt, zum einheitlichen Hypoglossusstamm verschmelzen (vgl. Abb. 118, XII).

In voller Unabhängigkeit von dem Primordial-

cranium wird als primordiales (knorpeliges) Visceralskelett ein Komplex einzelner Knorpelstücke angelegt, welche metamer angeordnet, das vorderste Darmende, resp. die Mundhöhle und dessen Eingang umgreifen und sich in den Dienst der mannigfachen, sich hier abspielenden Prozesse stellen, indem sie zum Teil als Kauwerkzeuge, z. Teil als Stütze für den Zungenapparat und schliesslich für den Kiemenapparat der wasserwohnenden Anamnier treten. Diese, voneinander unabhängigen, stab- oder bogenförmigen Gebilde, Kiemenbögen, setzen sich mit ihren proximalen Enden der Schädelbasis an, in ihren ventralen Enden wird das entsprechende Bogenpaar durch ein unpaares Glied, die sogenannte Copula, verknüpft. Seiner speziellen, bereits berührten Bestimmung nach, wird der erste Kiemenbogen als Kieferbogen, der zweite als Zungenbeinbogen bezeichnet. Der ursprüngliche, lockere Zusammenhang der Visceralbögen mit dem Cranium wird bei niedersten Vertebraten, namentlich bei Knorpelfischen, dauernd erhalten, indem die Verknüpfung beider Abschnitte nur durch Anlagerung und bindegewebige Verwachsung der proximalen Teile der Bögen mit der Schädelbasis bewerkstelligt wird. Der erste, der Kieferbogen, zerfällt frühzeitig in zwei Abschnitte, welche die Mundöffnung umfassend, die Stelle der späteren Ober- und Unterkiefer vertreten, ein Verhalten, welches bei Selachiern dauernd erhalten bleibt (Gaumenkauer). Die vordere Hälfte des oberen der Schädelbasis anliegenden Teiles — des Palatoquadratum, das Palatinum, wird dabei zähnetragend, das nach hinten gelegene Quadratum bildet das Gelenk für den unteren Abschnitt des Kieferbogens, das Mandibulare. Indem das Palatinum schon frühzeitig in der Wirbeltierreihe einer Reduktion oder völligem Schwunde anheimfällt, wird das Quadratum in seiner ursprünglichen Stellung als oberes Glied des Kiefergelenkes bei allen Wirbeltieren mit Aus-

nahme der Säuger dauernd erhalten. Bei letzteren unterliegt es dagegen einem eigentümlichen Funktionswechsel und entsprechender Metamorphose, indem aus ihm der Amboss entsteht. Es wird durch diese Umgestaltung die Gelenkverbindung desselben mit dem Mandibulare (Meckelschen Knorpel) nicht aufgehoben, da auch letzterer in seinem proximalen Teil jede Beziehung zum später auftretenden Unterkiefer verlierend, in den Dienst des Gehörapparates als Hammer tritt. Der Hammer legt sich an als keulenförmig verdicktes proximales Ende des zylindrischen Meckelschen Knorpels. Die definitive Konfiguration des Hammers, die Anlagen des Kopfes, des Griffes und des kurzen Fortsatzes sind relativ frühzeitig zu erkennen. Die Verbindung des Hammers mit dem Meckelschen Knorpel deutet die Richtung des späteren langen Fortsatzes (Proc. Foliani) an, welcher jedoch, im Gegensatz zu den übrigen Hammerteilen, nicht aus der knorpeligen Anlage stammt, sondern als selbständiger Belegknochen auftritt.

Sind somit die Anlagen des Hammers und des Ambosses als neue, bei den Säugern ziemlich unvermittelt auftretende Errungenschaften zu betrachten, so weist der in seiner Entstehung mit dem Zungenbeinbogen verknüpfte Steigbügel eine viel weiter reichende Phylogenese auf. Bereits die Labyrinthkapsel einiger Urodelen weist eine als „Operculum" bezeichnete Verschlussplatte der Fen. vestibuli auf, welcher sich bei den übrigen Amphibien ein zweiter Skelettbestandteil, das „Plectrum", hinzugesellt. Beide Bestandteile bilden zusammen die Columella, welche bei Batrachiern in Verbindung mit einem Trommelfell tritt. Die entsprechende Einrichtung der Sauropsiden liefert weitere Komplikationen, indem die Columella in einen proximalen Teil — Stapes, und einem distalen, Extracolumella, zerfällt. Es ist nun als ziemlich feststehend zu be-

trachten, dass die Columella der Sauropsiden aus dem Blastem des Zungenbeinbogens als dessen proximalster Teil entsteht; dasselbe ist auch für Amphibien mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen. Der Vorläufer des Steigbügels der Säuger ist somit in der Columella der Sauropsiden zu suchen, wobei allerdings nur der proximale Teil des letzteren, nicht auch die ganze Extracolumella hinzuzurechnen ist. Auch die weitere, mit dem Hinzutritt des Hammers und des Ambosses notwendig werdende Verbindung

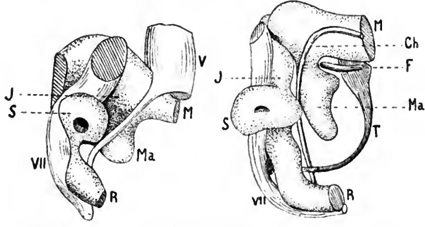


Abb. 123 und 124.
Anlage der Gehörknöchelchen beim menschlichen Embryo (jüngeres und älteres Stadium). Ch. = Chorda Tympani; M = Meckelscher Knorpel (abgeschnitten); Ma = Manubrium; F = Proc. Folianus; J = erste Andeutung des Incus; S = Stapes; T = Annulus Tympanicus; R = Reichert'scher Knorpel; V = Ganglion Gasseri; VII = Facialis (nach Broman aus Gaupp).

des Steigbügels mit dem langen Fortsatz des Ambosses, ist bis zu einem gewissen Grade schon bei Sauropsiden, sogar bei Amphibien, angedeutet.

Was im speziellen die Entwickelung des Steigbügels der Säuger betrifft, so nimmt dieselbe ihren Ausgang von dem dichten Mesenchym des zweiten Kiemenbogens, bevor dasselbe vorknorpelig, resp. knorpelig geworden ist; durch den N. Facialis wird diese Mesenchymmasse in einen medialen und einer lateralen Abschnitt gesondert. Innerhalb

des ersteren entsteht um die Art. stapedialis ein Verdichtungsring als erste Stapesanlage und in unmittelbarer Fortsetzung desselben ein langer, dem Meckelschen Knorpel parallel verlaufender Reichertscher Stab. Indem sowohl die Stapesanlage als der Reichertsche Stab, jeder selbständig verknorpeln, bleibt die verbindende und verdünnte Pars interhyalis auf ihrem ursprünglichen, mesenchymatösen Zustande und schwindet schliesslich vollständig. Die vorknorpelige Anlage des Stapes tritt dagegen schon frühzeitig in Verbindung mit dem Bildungsmesenchym des Ambosses, woraus später das Crus longum incudis und sein Gelenk mit dem Stapes entsteht. Nachdem der Zusammenhang des Reichertschen Stabes mit dem Steigbügel sich gelöst hat, verschmilzt das proximale Ende des ersteren durch Vermittelung der vorhin erwähnten lateralen Masse des hyalen Mesenchyms mit der Ohrkapsel Der proximale Teil des Reichertschen Knorpels wird in die Paukenhöhle eingeschlossen und zur Bildung des Facialiskanals mitverwendet; der nächstfolgende Abschnitt verknöchert und wird als Proc. styloideus in sehr verschiedener Ausbildung dauernd erhalten; als dessen Fortsetzung schliesst sich ein bindegewebig werdender Teil, das Lig. stylohyoideum, an. Der distalste Abschnitt wird als Cornu minus des Zungenbeins, ähnlich dem Proc. styloideus, knöchern.

Das Visceralskelett der Branchialbögen (vom dritten caudalwärts) kommt in nennenswerter Ausbildung nur den kiemenatmenden Anamniern zu. Bei Amnioten und namentlich bei Säugern verdichtet sich das Mesenchym zu einer Skelettanlage nur noch innerhalb des dritten Schlundbogens. Es entsteht aus derselben beim Menschen das Cornu majus des Zungenbeins. Der Zungenbeinkörper selbst legt sich aus einer Mesenchymmasse an, welche die beiden dritten Bögen verbindend, der Copula derselben verglichen werden kann.

Es wurde bereits mehrfach erwähnt, dass die knorpeligen Primordialcranium und Visceralskelett bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Cyclostomen und Selachier durch Knochenbildung zum Teil, bei Säugern fast vollständig verdrängt werden. Im einzelnen stellen sich die Beziehungen der neu auftretenden Knochen zu den praeformierten Knorpelteilen sehr verschieden dar. Indem als zwei extreme Knochentypen die sogenannten Belegknochen, welche aus bindegewebigen Membranen durch direkte Ossifikation entstehen, und Haupt- oder Ersatzknochen, welche durch peri- und endochondrale Ossifikation der Knorpelteile gebildet werden, aufgestellt werden können, finden wir, namentlich bei Anamniern, auch einige Uebergangstypen vor, welche in ihren topographischen Beziehungen zum Primordialcranium in mancher Hinsicht eine Mittelstellung einnehmen. Es legen sich zum Teil echte Belegknochen den Teilen des Primordialcraniums unmittelbar an, zum Teil dieselben ergänzend, zum anderen Knorpelteile funktionell ersetzend. Die Ersatzknochen stellen in diesen Fällen nur eine Weiterentwickelung derselben Beziehungen dar, indem die perichondral entstehenden Knochenlamellen sich in die Knorpelmassen gewissermassen einsenken und zu mehr oder weniger weitgehenden Usuren derselben führen. Eine vollständige durchgehende Ossifikation der ganzen Dicke des Knorpels findet jedoch unter diesen primitiven Verhältnissen, wie wir dieselben bei Knochenganoiden und zum Teil bei Teleostiern und sogar Amphibien vorfinden, noch nicht statt. Die perichondral ossificierten Knochenlamellen der Ersatzknochen lassen sich in diesen Fällen von der Knorpelkapsel ganz scharf ablösen und bieten nur insofern Unterschiede von den vorhin erwähnten Deckknochen, als zwischen letzteren und dem Cranium eine Bindegewebeschicht stets erhalten bleibt. Diese primitiven

Verhältnisse deuten jedenfalls darauf, dass Deckknochen als ursprünglichere und primär aufgetretene Elemente des Schädels zu betrachten sind, was auch in der Ontogenese darin einen Ausdruck findet, dass Deckknochen stets viel früher als Ersatzknochen auftreten. Man hat somit gewiss Veranlassung genug, in allen Schädelknochen ursprüngliche Integumentgebilde oder Zähne zu erblicken, welche zu grösseren Komplexen zusammenfliessend eine Anzahl grösserer, allmählich typisch werdender Knochenplatten liefern. Dieses Verhältnis ist bei Ganoiden gewissermassen noch fixiert, indem wir hier neben vollständigem und zeitlebens persistierendem Chondrocranium eine vollständige Bedeckung des Kopfes durch Knochenplatten vorfinden. Dieselben liegen in einem Niveau mit den Ganoidschuppen, sind ähnlich letzteren nur durch eine sehr dünne Gewebsschicht von der Aussenfläche getrennt und tragen bei manchen Repräsentanten der Ganoiden als Zeugnis ihrer Herkunft kleine Zähnchen. Innerhalb dieses Knochenkomplexes treten bei einigen Ganoiden, wie z. B. bei Acipenser, typische Einheiten auf, welche sich mit grosser Wahrscheinlichkeit den Parietalia, Frontalia usw. der höheren Formen homologisieren lassen; daneben, namentlich am vorderen Kopfende, trifft man Knochenkomplexe an, welche eine derartige morphologische Verwertung nicht zulassen.

Die Deckknochen der Knochenfische und noch mehr der Amphibien, deuten ein Weiterschreiten desselben Prozesses an, indem sowohl die Anzahl und Anordnung der Einzelknochen zu einer streng typischen, als ihre Beziehungen zum knorpeligen Primordialskelett immer innigere werden.

Eine immer grössere Bedeutung erlangen die Deckknochen bei Amnioten und namentlich bei Säugern, wo sie in Anbetracht der Unvollständigkeit und Flachheit des Primordialcraniums und der grossen Ausdehnung des Schädelraumes den grössten

Teil der Schädelkapsel zu bilden haben. Auch im Visceralskelett sind die Deckknochen zu einer wichtigen, bei Säugern sogar dominierenden Rolle bestimmt, indem aus dem Bestand derselben sowohl die Gesichtsknochen als auch die Kauwerkzeuge angelegt werden. Die Beziehungen der letzteren zu den knorpelig praeformierten Teilen bieten insofern besonderes Interesse, als die innige Anlegung der Deckelemente in diesen Fällen zur Usur und fast vollständigem Schwund der knorpeligen Teile führt. So verhält es sich z. B. mit dem Maxillare, welches sich dem knorpeligen Ethmoidale anlegend, ursprünglich in keine Beziehung zur Nasenhöhle tritt. Indem jedoch die knorpelige Wand derselben zum allergrössten Teile resorbiert wird, kommt es zur Bildung der definitiven knöchernen Wand der Nasenhöhle durch das Maxillare. In ähnlicher Weise vollzieht sich auch innerhalb der Wirbeltierreihe der Schwund des Meckelschen Knorpels, welcher entweder durch einen ganzen Komplex von Deckknochen (Dentale, Infraangulare, Angulare) oder durch eine einzige, mächtige Mandibula (Säuger) verdrängt und zum Schwund gebracht wird. Erhalten und zur knöchernen Umwandlung bestimmt bleibt von dem ganzen knorpeligen Stab nur der proximalste Teil als Hammer (mit Ausnahme des Proc. Folianus, eines Deckknochens) und ein kleiner Abschnitt seines distalsten Endes.

Es legen sich somit am Säuger — resp. am Menschenschädel folgende Knochen als Deckknochen an: Im Gebiet des Cavum Cranii: Parietale, Squamosum, Frontale; im Gebiet des Gesichtes: Nasale, Lacrimale, Zygomaticum, Maxillare; an der Schädelbasis: Pterygoid, Vomer, Palatinum; im Visceralskelett: die Mandibula, Proc. Folianus des Hammers, der Annulus tympanicus, resp. das Os tympanicum (möglicherweise dem Paraquadratum der Amphibien entsprechend).

Es wurde bereits hervorgehoben, dass die Ossifikation des Primordialcraniums bei den niederen Wirbeltierformen eine sehr unvollständige bleibt, indem die Ersatzknochen weder in ihrem Wachstum der Fläche noch der Tiefe nach die Knorpelgebilde zu verdrängen vermögen. Es bleibt demgemäss der Schädel der Knochenfische und der Amphibien dauernd aus Knochen- und Knorpelteilen zusammengesetzt. Auch im Reptilienschädel finden sich noch knorpelige Bestandteile, welche jedoch bei Vögeln und bei Säugern bis auf geringe Reste (bei letzteren nur in der Nasenscheidewand) schwinden.

Aus dem knorpeligen Primordialcranium entstehen demnach bei Säugern und speziell beim Menschen folgende Knochen: 1. Bestandteile des Occipitale, welche als Basioccipitale, Pleurooccipitale*) und Supraoccipitale unterschieden werden können; 2. das Petrosum, welches bei einigen Säugern, auch beim Menschen, mit dem als Belegknochen entstehenden Squamosum verschmilzt; 3. das Sphenoidale mit den beiden Flügeln; 4. das Ethmoid; 5. die untere Muschel.

Entwickelung der Extremitäten.

In Anpassung an ihre verschiedene Lebensweise im Wasser oder auf dem Lande bieten die Wirbeltiere sehr weitgehende Verschiedenheiten im Bau und Form ihrer Extremitäten. Die wasserlebenden niederen Anamnier, Knorpel- und Knochenfische, müssen als Flossentiere (Pterygier) von der von Amphibien aufwärts gehenden Reihe der Fusstiere (Tetrapoden) unterschieden werden. Wenn auch unter den letzteren sowohl innerhalb der Amphibien (Blindwühler-Coecilien) als Reptilien (Schlangen) vollständig extremitätenlose Repräsentanten gefunden werden, unter den im Wasser wohnenden Säugern

*) Anm. Die das Foramen occipitale seitlich umfassenden Lamellen.

dagegen flossenartige Extremitäten zur Ausbildung gelangen, so lassen sich erstere Fälle auf Reduktionen der zuweilen noch ontogenetisch nachweisbaren Anlagen zurückführen. Die Aehnlichkeit der flossenartigen Extremitäten der Wassersäuger mit Fischflossen erweist sich dagegen als eine rein funktionelle, also morphologisch mehr äusserliche.

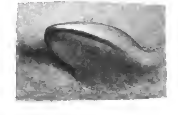


Abb. 125.

Die Pterygier sind von den Tetrapoden ausserdem auch durch extremitätenähnliche unpaarige Gebilde, die unpaaren Dorsalflossen genügend scharf abgegrenzt. Trotz weitgehender Divergenzen im Bau und Entwickelung der Flossen von den fussartigen Extremitäten lassen sich gewisse gemeinsame Grundzüge in ihrer Entstehung nicht verkennen, welche zur Aufstellung interessanter, aber natürlich hypothetischer Vorstellungen von der Phylogenese der Extremitäten überhaupt führte.

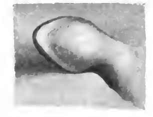


Abb. 126.

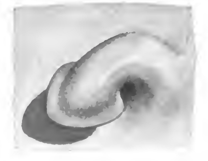


Abb. 127.

Drei Entwicklungsstadien der vorderen Extremitäten einer Eidechse (nach Braus).

Die erste Anlage der paarigen Flossen (und, wie wir sehen werden, auch der Fussextremitäten) erscheint als von der ventralen Hälfte der Körper-

seitenwand direkt lateralwärts vorspringende, horizontal verlaufende Leisten. Die Leisten werden durch Wucherung des Mesenchyms der Somatopleura gebildet, unter entsprechender Verdickung des Ektodermes, welches an der Spitze der Leiste eine eigentümliche Duplikatur bildet (Abb. 98, 110, 128). Schon frühzeitig ragen von den ventralen Enden der Somiten knospenartige Fortsätze in die Mesenchymmasse der Leiste hinein, schnüren sich von ihrem Mutterboden ab (Abb. 138, 139), zerfallen zum Teil mesenchymatös und liefern das Material für die später auftretende Extremitätenmuskulatur. Die Leisten für die vordere und hintere Extremität werden voneinander unabhängig angelegt, mit einer einzigen Ausnahme des Torpedo, bei welchem der Flossensaum einheitlich und kontinuierlich verläuft.

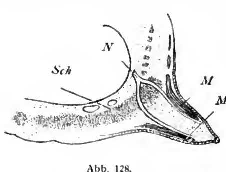


Abb. 128.

Extremitätenanlage eines Eidechsenembryo. Sch = Vorknorpeliger Schultergürtel; N = Nerv; M = Muskelanlagen (nach Mollier).

Innerhalb dieser Flossenleisten entsteht nun das zunächst noch vorknorpelige Extremitätenskelett. Wie im erwachsenen Zustande, so kann schon in den frühesten Embryonalanlagen zwischen dem Gürtelteil des Extremitätenskelettes, welcher die Verbindung des letzteren mit dem Rumpfe vermittelt (Zonoskelett) und der freien Extremität selbst (Pterygium der Fische, Chirigium der Tetrapoden) unterschieden werden.

Die erste Andeutung des Extremitätenskelettes der Fische ist eine im Mesenchym der Körperseitenwand auftretende spangenartige Platte aus Vorknorpel, die Anlage des Zonoskelettes. Von

letzterem springt bald ein lateralwärts gerichteter kegel- oder stabartiger Fortsatz, das sogenannte Basopterygium, in die Achse der Flossenleiste vor.

Das Basopterygium, welches sehr bald zu einer breiten, flachen Platte auswächst, lässt nun von seinem lateralen freien Rande eine Anzahl stabartiger Fortsätze, der sogenannten Radien (Anlagen der Flossenstrahlen), hervorsprossen, deren Gesamt-



R Abb. 129.

Modell der vorknorpeligen Anlage der vorderen Extremität des Menschen Die erste Sonderung des Humerus, der Vorderarmknochen und des Handskelettes unterscheidbar. R = Nerv. radialis (nach Braus)

heit als Metapterygium bezeichnet wird. Cranialwärts vom Basopterygium gliedern sich bei Selachiern Vorknorpelmassen als Mesopterygium und Propterygium ab, welche ihrerseits zum Ausgangspunkt neuer Radien werden. Im vorknorpeligen Zustande bleibt die ganze Anlage, das Zonoskelett miteinbegriffen, einheitlich. Die Verknorpelung der Skelettanlage bringt eine Sonderung der Einzelteile mit sich, wobei es bei Knorpelfischen zu einer unvollständigen gelenkartigen Verbindung zwischen Zonoskelett und Basopterygium kommt, welche durch faseriges Bindegewebe untereinander verknüpft bleiben. Bei Teleostiern nähert sich die Gelenkverbindung im späteren knöchernen Stadium mehr dem Zustande der höheren Formen.

Die Extremitätenanlage der Tetrapoden, namentlich der Amnioten, bietet ganz auffallende Analogien mit den Extremitätenleisten der Pterygier. Die ersten

Anlagen der Amphibienextremitäten treten dagegen als scharf abgesetzte, kegelförmige Stummel auf, an welchen in bestimmter Reihenfolge einzelne Höcker, die späteren Zehen hervorsprossen. Bei den Amnioten haben wir es mit breiten, annähernd horizontal gestellten Leisten zu tun, an deren Kanten die gleichen Ektodermfalten, wie bei den Fischen vorzufinden sind. Die erste Anlage der Extremitätenleisten ist auffallend breit und umfasst viel mehr Körpersegmente, als ihr in ihrer definitiven Ausgestaltung zu-

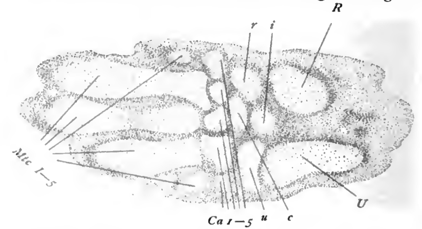


Abb. 130.
Flachschnitt durch die vordere Extremität eines Schalembryo. Junger Knorpel R = Radius; U = Ulna; r = radiale; i = Intermedium; u = Ulnare; c = Centrale; ca_{1-5} = Carpalia; Mtc 1—5 = Metacarpalia 1—5.

kommt. Es findet demnach im Laufe der Ontogenese gewissermassen ein Konzentrationsvorgang der Extremitätenanlagen statt. Die nächste, für alle Amnioten typische Extremitätenform ist die sogenannte Paddel (Palette der Franzosen), ein flaches, spatenartiges Gebilde mit einem deutlichen ektodermalen Saum. In gewissem Gegensatz zum Hervorsprossen der einzelnen Fingerhöcker der Amphibienextremität finden wir bei den Amnioten die erste Andeutung sämtlicher Zehen vollständig synchron in Form anfangs flacher, von der dorsalen Seite beginnender

Einkerbungen vor. Es treten gleichzeitig damit oder auch schon früher typische Drehungen und Krümmungen der Extremitätenstümmel auf, welche für ihre definitive Konfiguration und Stellung zur Körperachse massgebend werden. Es nehmen die Extremitäten als Ganzes bestimmte Winkelstellungen zur Körperachse ein; es finden aber ausserdem auch Drehungen innerhalb der Extremität selbst, und zwar sowohl in den Gelenken derselben als auch durch Torsionen der Skeletteile selbst statt. Die Spuren der durchgeführten Torsionen lassen sich auch im erwachsenen Zustande der Extremität, namentlich an dem spiraligen Verlaufe einiger Nerven, erkennen, wie das auch an der oberen Extremität des Menschen (Torsion des Humerus, Verlauf des N. radialis) nachweisbar ist. Die Richtung und der Sinn der Einzeldrehungen ergeben sich mit Deutlichkeit aus den Abb. 125—127, 129.

Was die Anlage des Extremitätenskelettes der Tetrapoden betrifft, so erscheint dieselbe in ihrer ursprünglichsten Form als eine völlig einheitliche Vorknorpelmasse, welche sowohl die Gürtelanlage als die eigentliche freie Extremität einschliesst. Der zunächst kurze Vorknorpelstümmel des Skelettes der freien Extremität wächst zentrifugalwärts aus und bildet zunächst an seinem distalen Ende eine breitere Vorknorpelplatte, in welcher die Anlage des Carpus resp. des Tarsus zu erkennen ist. Aus dem distalen Ende derselben sprossen nun in der Regel synchron fünf Strahlen aus, die auch äusserlich an den Einkerbungen der Extremitätenanlage erkennbaren Fingeranlagen.

Eine Sonderung der einzelnen Skelettstücke findet erst beim Verknorpelungsvorgange der Vorknorpelmasse statt. Jedem Skelettstücke entspricht ein selbständiges Chondrifikationszentrum, wobei die neuentstandenen Knorpelstücke durch streifenartige Reste des ursprünglichen Vorknorpelgewebes zu-

nächst noch verbunden bleiben. Durch Spaltenbildung innerhalb des letzteren Gewebes kommt es jedoch zur Ausbildung der Gelenkhöhlen und vollständiger Sonderung der einzelnen Knorpelstücke.

Die Chondrifikation der Vorknorpelanlage erfolgt nicht in der ganzen Ausdehnung gleichzeitig, sondern schreitet vom Zonoskelett zentrifugalwärts fort, wobei es zur Verknorpelung der proximalen Teile bereits zu einer Zeit kommt, wo die distalen Abschnitte erst vorknorpelig angelegt werden.

In der Anlage der Arm- und Beinskelettstücke herrscht bei allen Tetrapoden eine bedeutende Einförmigkeit, indem überall als typische Elemente Humerus und Femur, Ulna und Fibula, Radius und Tibia wiederkehren. Auch innerhalb der zahlreichen kleinen Elemente des Carpus resp. Tarsus lässt sich trotz grosser Verschiedenheiten und Divergenzen im erwachsenen Zustande ein im allgemeinen gültiger gemeinsamer Grundplan erkennen, von welchem sich die meisten Einzelformen ableiten lassen. Seit Gegenbaur werden die einzelnen Bestandteile des Carpus resp. des Tarsus folgendermassen bezeichnet und aus ihnen die Knochen des menschlichen Carpus und Tarsus abgeleitet:

obere Extremität — untere Extremität

Lunatum — Intermedium } Talus
Naviculare — Radiale (Tibiale) }
Triquetrum — Ulnare (Fibulare) — Calcaneus
verschmilzt mit Naviculare? — Centrale — Naviculare
Trapezium — Carpale 1 (Tarsale 1) — Cuneiforme I
Trapezoides — Carpale 2 (Tarsale 2) „ II
Capitatum — Carpale 3 (Tarsale 3) „ III
Hamatum { Carpale 4 (Tarsale 4) } Cuboid.
{ Carpale 5 (Tarsale 5) }

Das Gürtelskelett der Tetrapoden entsteht aus einer mit dem Extremitätenskelett einheitlichen vorknorpeligen Anlage und wächst von der späteren Glenoidalgegend ventralwärts und dorsalwärts aus.

Der dorsale Fortsatz bildet die ganz konstante Scapula, der ventrale das konstante Coracoid und das manchen Formen fehlende Procarcoid. Die Verknorpelung des Schultergürtels erfolgt aus einem Gusse. Bei Amnioten, am stärksten bei Säugern, kommt an der Scapula das Acromion zur Ausbildung.

Unabhängig von diesem Schulterkomplex und als einziger Hautknochen (Belegknochen) des Extremitätenskelettes wird die Clavicula angelegt; nach einigen Forschern findet sich jedoch auch in derselben ein knorpeliger Kern.

Die erste vorknorpelige Anlage des Beckens entspricht im allgemeinen derjenigen des Schultergürtels und bildet eine einheitliche Masse mit dem Extremitätenskelett. Es zeichnen sich frühzeitig ein dorsaler Fortsatz, das Ileum, und zwei ventrale, das Ischium und Pubicum, hervor. Die Chondrifikation erfolgt aus drei unabhängigen, entsprechenden Zentren, wobei die ventralen Enden des Ischium und Pubicum durch einen Fortsatz des ersteren sich zu einem geschlossenen Ring vereinigen und das Foramen obturatorium einschliessen. Die Fossa acetabuli gehört den angrenzenden Partien sämtlicher drei Knochen an.

Entwickelung des Muskelsystems.

Die willkürliche Skelettmuskulatur ist in ihrer Anlage schon frühzeitig scharf gesondert und streng lokalisiert. Es sind ausschliesslich die Wände der Somiten (früher sogenannte Urwirbel) und zwar höchstwahrscheinlich nur ganz bestimmte Abschnitte derselben, welche als einzige Muttersubstanz für die gesamte Skelettmuskulatur angesehen werden müssen.

Die Somiten stellen im allgemeinen annähernd prismatische, mit ihrer Längsachse in der Achse des Körpers eingestellte allseits umschlossene hohle Gebilde dar. Ein Querschnitt durch einen Somiten ist annähernd dreieckig, wobei man eine dorsalwärts

Tab. 27.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Somiten eines Selachierembryo. Dorsale Hälfte, starke Vergrösserung. Das dorsalste Ende des Somiten rein epithelial, weiter ventralwärts zerfällt das äussere (Cutis-) Blatt in ein Mesenchym, welches das Material für die Cutis liefert. Das innere Blatt (das Myotom) verliert ebenfalls seinen epithelialen Charakter, wird breiter, plasmareich und syncytial. Von der medialen Seite machen sich regelmässige Einkerbungen merkbar, welche die Grenzen der späteren Muskelbänder andeuten. In der lateralen Hälfte der Syncytiumbezirke sind zahlreiche contractile Fibrillen erkennbar.

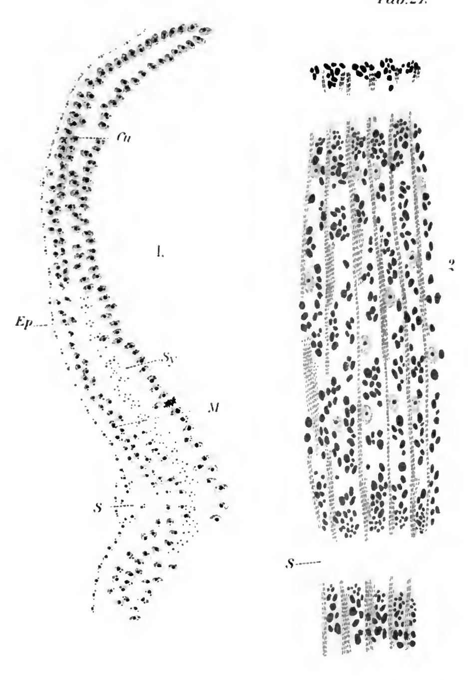
Fig. 2. Längsschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer Tritonlarve (Taf. 32, Fig. 1). Die Muskulatur eines jungen Somiten, die sehnigen Septen zwischen den benachbarten Somiten und ein Teil der letzteren dargestellt. Das Sarkoplasma ist reichlich mit Dotterplättchen gefüllt, welche erst relativ spät vollständig resorbiert werden.

Fig. 1. Cu = Cutisblatt, Sy = Syncytialbezirk mit Querschnitten von Fibrillen, S = Seitensinnesorgan, Ep = Epidermis, M = Mesenchym.

---

und zwei ventralwärts gerichtete Kanten unterscheiden kann. Es sind demnach eine, der Aussenfläche des Körpers parallel verlaufende, eine dem Medullarrohr, resp. der Chorda zugewandte, und eine dritte, ventralwärts gerichtete, weniger konstante Fläche auseinanderzuhalten. Schon sehr frühzeitig, bei manchen Tieren sogar vor der Abtrennung der Somiten von dem Coelom, machen sich in der Beschaffenheit der drei Wände Unterschiede geltend, welche für ihre weitere Differenzierung massgebend werden.

Wie es besonders deutlich beim Amphioxus und Cyclostomen wahrgenommen werden kann, wird das Epithel der medialen Wand sehr hoch oder sogar mehrzeilig und dokumentiert sich durch das basale Auftreten der ersten contractilen Fibrillen innerhalb der Myotomzellen als das eigentliche Muskelblatt. Die äussere Lamelle flacht sich dagegen bedeutend ab und zerfällt früher oder später in reiches Mesenchymgewebe, wodurch sie als Cutisblatt die mesoder-


Cu
1.
Ep
Sy
M
S
2
S

male Grundlage für die äusseren Körperdecken liefert. An der ventralen Fläche des Myotoms oder der dieselbe ersetzenden Kante spielen sich ebenfalls Vorgänge ab, welche in der Entstehung besonders reichlicher Mesenchymmassen gipfeln. Dieses vorwiegend skelettogene Gewebe verleiht dem betreffenden Somitenbezirk den Namen Sklerotom. Bei manchen Tieren, z. B. Selachiern, geht dem mesenchymatösen Zerfall des Sklerotoms eine Vorstülpung oder Ausbuchtung desselben voraus.

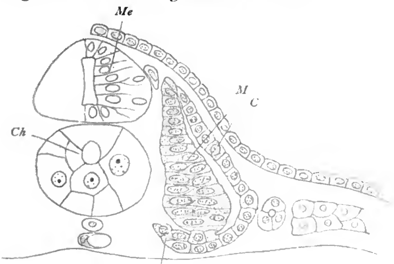


Abb. 131.
Querschnitt durch einen Petromyzonembryo: M = Myotom; C = Cutisblatt; S = Sclerotom; Me = Medullarröhre; Ch = Chorda (nach Maurer.)

Die ventrale oder bei dreieckigem Querschnitt des Somiten — die ventrolaterale Kante des Somiten, welche demselben nach der Ausscheidung des Sklerotoms verbleibt, ist als Muttergewebe für die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur und der Extremitätenmuskulatur anzusehen, indem dieselbe knospenartig ventralwärts vorwächst (s. u.).

Obwohl die durchgeführte topographische Sonderung der Somitenwände in ihren Hauptzügen voll-

ständig gesichert ist, bestehen noch gewisse Meinungsverschiedenheiten in bezug auf die Beteiligung der Cutislamelle oder ihrer Teile an der Muskelbildung. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, dass solche, wenn auch in beschränktem Masse, tatsächlich stattfindet.

Abb. 132.

Somit des Petromyzon (älteres Stadium). Das Myotom hat seine epitheliale Beschaffenheit eingebüsst und ist in ein Syncytium verwandelt, dessen Rand regelmässige Einkerbungen zeigt und den Zerfall in einzelne Bänder vorbereitet. Eine Reihe kontraktiler Fibrillen im Querschnitt (nach Maurer).

Die soeben geschilderte Lokalisation der Muskelbildung auf die mediale Lamelle der Somiten ist in dieser einfachen Form allerdings nur bei Anamniern verwirklicht. Die Verhältnisse der Amnioten gestalten sich etwas abweichend: Die Somiten derselben enthalten freie Höhlen nur auf frühen Stadien; durch Einwanderung zahlreicher Zellen aus der medialen Ecke in die Höhle der Somiten entsteht der sogenannte Somitenkern (Taf. 13). Es ist aber dies nur der Beginn eines weiteren mesenchymatösen Zerfalls der ganzen medialen Lamelle (Taf. 14, Fig. 2). Die Höhle des Somiten bleibt darnach eine Zeitlang ohne jede scharfe Begrenzung, das Cutisblatt gestaltet sich während dessen besonders mächtig. Es beginnt nun ein lebhafter Neubildungsvorgang seitens der verschonten epithelial verbliebenen oberen Kante. Indem die neugebildeten Zellen der medialen Seite der Somiten entlang ventralwärts wandern, wird die mediale Wand, das Myotom, restituiert und schreitet nun zur Ausbildung des kontraktilen Gewebes.

Das erste Auftreten von Muskelfibrillen macht sich ausserordentlich früh merkbar, dieselben ver-

laufen, wie zu erwarten, in der Längsachse des Körpers. Nun ist es aber durchaus nicht leicht, die Beziehungen der epithelialen Zellen des Myotoms zu den definitiven Muskelfasern festzustellen, es müssten jedenfalls wichtige Umgestaltungen innerhalb einer annähernd prismatischen, mit ihrer Achse senkrecht zur Körperachse stehenden Myotomzelle stattfinden, um einer langen, vielkernigen, zylindrischen, in der Längsachse des Körpers verlaufenden und die Länge des Myotoms einnehmenden Muskelfaser den Ursprung zu geben.

Die kardinale Frage stellt sich demnach folgendermassen: Ist eine vielkernige Muskelfaser eine umgewandelte einzelne Zelle, die entsprechend an Länge zunehmen, deren Kern durch wiederholte Teilung mehrere aus sich entstehen lassen muss? Oder — entsteht eine Muskelfaser aus einer Mehrheit muskelbildender Zellen, sogenannter Myoblasten?

Eine, wie es scheint, unanfechtbare Entscheidung in dieser Frage wurde bis jetzt nur für niedere Wirbeltiere (besonders Cyclostomen, Ganoiden und Selachier) gefällt (Maurer). Das Myotom der Petromyzonten ist ein mehrschichtiges Zylinderepithel, welches schon frühzeitig, bevor noch die ersten Fibrillen auftreten, in ein Syncytium umgewandelt wird (Abb. 131 u. 132). An der medialen Fläche des Myotoms (Basalfläche des Epithels) treten nun gleichzeitig feine Fibrillen und typische, regelmässige Faltenbildungen oder Einkerbungen des Syncytium auf. Indem dieselben immer tiefer einschneiden und schliesslich die ganze

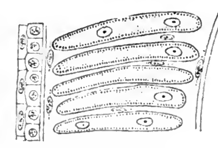


Abb. 133.
Isolierte Muskelbänder eines Petromyzon mit kontraktilen Randfibrillen (nach Maurer).

Dicke des Myotoms durchsetzen, wird letzteres in eine Anzahl Muskelbänder zerteilt, welche durch eindringendes Mesenchymgewebe allseitig bindegewebig umscheidet werden (Abbildung 133).

Abb. 134.
Ein Muskelband eines älteren Selachierembryo (Querschnitt). Die punktförmigen Querschnitte der kontraktilen Fibrillen deuten die Territorien der zukünftigen Muskelfasern an (nach Maurer).

Innerhalb eines Muskelbandes erfolgt nun die definitive Ausbildung diskreter Muskelfasern, welche durch allseitiges Wachstum des Muskelbandes, Kernvermehrung und namentlich Fibrillenbildung eingeleitet wird. Es dringt nun in das Innere des Muskelbandes das umgebende Bindegewebe ein und schneidet aus der syncytialen Masse zylindrische, in der Längsachse des Körpers verlaufende Muskelfasern heraus. Wenn auch dieser Vorgang speziell bei Petromyzonten sich nur auf die oberflächliche Schicht eines Muskelbandes erstreckt, so zeigen schon die Myxinoiden und namentlich Selachier (Taf. 27, Fig. 1) und Ganoiden prinzipiell identische, aber viel weitgehendere Verhältnisse auf, indem die ganze Masse eines Muskelbandes in vollständig diskrete, drehrunde Muskelfasern zerlegt wird. Die Frage über die Entstehung der Muskelfasern im Myotom der niederen Wirbeltiere lässt sich somit dahin beantworten, dass erstere durchaus nicht als Produkt einer einzel-

nen Zelle angesehen werden dürfen. Die analogen Vorgänge der höheren Wirbeltiere von den Amphibien angefangen sind weniger eindeutig: Muskelbänder treten in voller Ausdehnung überhaupt nicht mehr auf, obwohl Maurer typische Einkerbungen unter Einwucherung bindegewebiger Elemente sogar noch beim Kaninchen nachweisen konnte. Ebenso behaupten einige Forscher, dass die Zellgrenzen der Elemente des Myotoms stets deutlich unterscheidbar bleiben, dass somit die Entstehung einer Muskelfaser auf entsprechendes Längenwachstum eines Myoblasten zurückzuführen sei. Die meisten Angaben über die Histogenese der Muskelfaser, speziell der

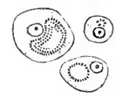


Abb. 135.

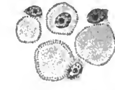


Abb. 136.

Querschnitte durch junge Muskelfasern: Abb. 135 = Knochenfischembryo (nach Maurer). Abb. 136 = Hühnchen. Die kontraktilen Fibrillen entstehen im ersten Fall central, im zweiten an der Oberfläche der Faser.

Säuger, scheinen jedoch für die syncytiale Bildungsweise zu sprechen.

Was die feineren Vorgänge bei der Entstehung der kontraktilen Fibrillen betrifft, so scheinen dieselben bei verschiedenen Wirbeltieren in etwas abweichender Weise zu verlaufen. So sieht man beim Amphioxus an der Basis des Myoblasten einen mächtigen kontraktilen Streifen auftreten, bei vielen Wirbeltieren sind die zuerst auftretenden Fibrillen zylindrisch und äusserst fein. Die zuerst in beschränkter Zahl aufgetretenen primären Fibrillen scheinen durch wiederholte Längsteilung aus sich weitere hervorgehen zu lassen. Für die Myoblasten der Säuger ist der Nachweis gelungen, dass die kontraktile Substanz zunächst in Form feiner Mikrosomen innerhalb

des Plasmas auftritt, die sich dann direkt aneinanderreihen und zu Fibrillen verwachsen. Die Querstreifung innerhalb dieser primären Fibrillen tritt erst sekundär auf.

Es wurde bereits vorhin erwähnt, dass das Myotom im Gebiete des Rumpfes als einzige Quelle der quergestreiften Skelettmuskulatur anzusehen ist. Die Elemente der Seitenplatten, der Coelomwand, vermögen nur noch glatte, unwillkürliche Muskulatur zu liefern; anders im Gebiete des Kopfes, wo die abweichende Entwickelung der Muskulatur mit den auch im allgemeinen merkwürdigen und komplizierten Gliederungsvorgängen am Mesoderm zusammenhängt.

Die Coelomhöhle, resp. das Mesoderm, dringt sehr weit in das Kopfgebiet vor. Der dorsale Teil desselben erfährt eine Gliederung in eine Anzahl Somiten, welche allerdings in vielen Punkten in ihren weiteren Schicksalen von den Rumpfsomiten abweichen. Aber auch der ventrale Abschnitt des Mesoderms, die eigentliche Leibeshöhle, erfährt im Kopfgebiete eine ganz eigenartige rein passive Gliederung, welche durch Bildung der Schlundspalten, resp. Schlundtaschen, hervorgerufen wird. Es werden dadurch innerhalb der Kiemenbögen mesodermale Kiemenhöhlen isoliert, deren mediale (der Splanchnopleura entsprechende) Lamelle zur echten Skelettmuskelbildung befähigt ist. Die aus diesem Material entstehende Visceralmuskulatur tritt in nähere Beziehung zum Visceralskelett, den Kopfsomiten fällt dagegen eine sehr beschränkte Rolle zu.

Was die Anzahl der Kopfsomiten betrifft, so lässt sich dieselbe kaum mit voller Sicherheit bestimmen, da mehrere derselben kurze Zeit nach ihrer Entstehung schon wieder verschwinden, indem sie mesenchymatös zerfallen oder mehrere benachbarte Somiten miteinander verschmelzen. Es ist somit nicht verwunderlich, dass diese Frage sogar in bezug

auf die so viel untersuchten Selachier so verschieden beantwortet wurde, indem die Zahlenangaben, je nach Alter und Species der Objekte zwischen 3 und 13 schwanken. Von prinzipieller Bedeutung ist es jedenfalls, dass die Metamerie der Somiten, der Branchiomerie, d. h. der Anzahl und Verteilung der Kiemenhöhlen durchaus nicht entspricht. Von den echten Kopfsomiten finden nur die ersten zwei oder drei eine Verwertung für Muskelbildung. Es entstehen aus dem ersten sämtliche vom Oculomotorius innervierte Augenmuskeln, aus dem zweiten oder dritten der vom Abducens innervierte Rectus externus. Das sind die einzigen aus den Somiten im Bereiche des Kopfes entstehenden Muskeln. Die übrigen Somiten zerfallen mesenchymatös.

Sowohl der Obliquus oc. sup., als die übrigen Muskeln des Kopfes, welche in zwei grosse Gruppen, mimische- und Kaumuskulatur, zerfallen, sind echte viscerale Muskeln. Das Mesoderm des Mandibularbogens liefert die Kaumuskulatur und in seinem dorsalsten Abschnitt den Musculus obliquus des Auges. Im

Abb. 137.

Vordere Körperhälfte eines Eidechsenembryo bei durchfallendem Lichte betrachtet. A = Gehörkapsel; E = vordere Extremität; My = Myotome, welche dem Gebiete des N. hypoglossus gehören und die Zungenmuskulatur liefern; K = Kiemenanlagen (nach Corning).

Hyoidbogen entsteht die mimische und die Zungenbeinmuskulatur. Die Einzelheiten über die Entwickelung dieser Muskeln sind noch unbekannt. Die zum Gebiet des IX. und X. Nerven gehörenden Muskeln des Kopfes sind in ihrer Entwickelung noch sehr wenig untersucht. Von Interesse ist die Entwickelung des Muskelgebietes des XI. und XII. Nerven. Die Muskeln der ersteren, obwohl ja im fertigen Zustande nicht mehr zum Kopf gehörend, stehen in ihrer Entwickelung in nächster Beziehung zur Kie-

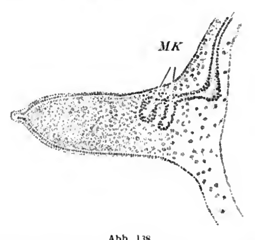


Abb. 138.

Extremitätenanlage eines Selachierembryo. Die beiden Muskelknospen (MK) mit dem Myotom durch eine Zellbrücke in Verbindung.

menmuskulatur; umgekehrt, die Entwickelung der Zungenmuskulatur des Hypoglossusgebietes, für welche der Nachweis sich erbringen lässt, dass die betreffenden Muskeln aus echten Rumpfsomiten entstehen, deren fünf erste (oder der 2.—5. bei Amnioten) kranialwärts wachsende ventrale Fortsätze aussenden, die, zu einer einheitlichen Masse verschmelzend, die Zungenmuskulatur liefern (Abb. 137). Es ist demnach die primäre Gliederung der Embryonalanlage in Kopf und Rumpf für die definitiven Zustände nicht massgebend, da ein Bezirk des Rumpfes ontogenetisch in die Kopfregion hineinbezogen wird.

Ueber die Beziehungen der Kopfmuskulatur zu den betreffenden Nerven vergl. Kap. IX.

Die Entstehung der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur geht, wie bereits erwähnt, ausschliesslich von den Myotomen der Somiten aus. In den bindegewebigen zwischen den Somiten gelegenen Zonen entwickeln sich, als ursprünglichster, bei niederen Wirbeltieren sich erhaltender Zustand, bindegewebige Septen, zwischen denen die Muskeln bei den Fischen und Dipnoen, in Wahrung des ursprünglichen Zustandes, in ihrer Hauptmasse verlaufen; allmählich, von Amphibien angefangen, wird diese ursprüngliche Anordnung der Muskulatur verlassen, indem, wie z. B. bei den Reptilien, die tieferen Muskelschichten in engere Beziehungen zur Wirbelsäule treten, die oberflächlichen dagegen noch ursprünglich metamer bleiben. Bei den Vögeln und noch mehr bei Säugern sehen wir die Hauptmasse der dorsalen Muskulatur längere und kürzere Trakte bilden, die in ganz inniger Beziehung zur Wirbelsäule und zum Kopf stehen. Die tieferen Schichten nähern sich dagegen immer mehr der ursprünglichen Metamerie, die namentlich bei Säugern nur noch in den Rotatores, Interspinales und Intertransversarii zur Geltung gelangt.

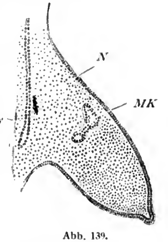


Abb. 139.

Extremitätenanlage eines Selachierembryo — etwas älteres Stadium, als Abb. 138. Muskelknospe (MK) von dem Myotom (My) abgeschnürt. N = Nerv.

Die ventrale Rumpfmuskulatur entsteht ausschliesslich aus ventralen Myotomfortsätzen. Von der unteren Kante des Myotoms ausgehend bildet dieselbe längs- und schrägverlaufende Muskelfaserbün-

del, welche aber höchstwahrscheinlich nur der medialen Lamelle des Fortsatzes ihre Entstehung verdanken. In einfachsten Fällen wird nur der ursprüngliche Bauchmuskel, der Obliquus internus, angelegt, bei weiterer Differenzierung auch der Obliquus externus und der Rectus abd. An Stelle eines scharf konturierten, zweiblättrigen ventralen Myotomfortsatzes bildet sich an der ventralen Kante des Myotoms bei den Vögeln und Säugern nur ein lockeres, knospenartiges Blastem, welches allmählich ventralwärts herunterwächst. Die einzelnen Muskelschichten entstehen dann aus demselben durch Zerklüftung, über deren Einzelheiten nur weniges bekannt ist.

Die Muskulatur der Extremitäten steht ebenfalls in genetischer Beziehung zu den ventralen Kanten der Somiten. Wie es besonders deutlich bei Selachiern und Ganoiden nachgewiesen werden kann, liefern daselbst für die ersten Extremitätenanlagen eine grosse Anzahl Rumpfmyotomen Muskelknospen (je zwei), welche sich vom Mutterboden abschnürend, mesenchymatös zerfallen und das Bildungsmaterial für die später auftretende Muskulatur liefern (Abb. 138, 139). Es ist von Interesse, dass bei einigen Selachiern (Scyllium, Torpedo) auch die zwischen den Extremitätenanlagen liegenden Rumpfmyotomen kleine abortive Muskelknospen bilden, sodass z. B. bei Torpedoembryonen eine kontinuierliche Brustbeckenflosse entsteht. Von den Amnioten lassen die Reptilien noch ziemlich deutlich Muskelknospen erkennen; bei den Vögeln und Säugern werden jedoch dieselben durch sogenanntes Zellblastem, lockere, angeblich von der lateralen Myotomlamelle entspringende Zellmassen ersetzt.

Kapitel VII.

Entwickelung des Blutes und der Blutgefässe.

Entwickelung des Blutes.

Unsere Kenntnis des ersten Auftretens der Formelemente des Blutes und der Gefässwände weist noch zahlreiche Lücken auf. Auch über einige grundlegende Punkte sind die Akten noch nicht völlig geschlossen, wenn auch die letzten Arbeiten eine definitive Einigung der verschiedenen Ansichten als nahe bevorstehend vermuten lassen. Als relativ günstige Untersuchungsobjekte für die frühesten Stadien der Blutentwickelung, für das erste Auftreten von Zellen, in welchen wir sowohl die zukünftigen Formelemente des Blutes, als diejenigen der Gefässendothelien erkennen können, sind Selachier und Knochenfische einerseits, Sauropsiden, namentlich Vögel, andrerseits zu nennen. Am wenigsten sind die bezüglichen Verhältnisse bei Säugern erforscht.

Wie in ziemlich übereinstimmender Weise die Untersuchungen an Knochenfischembryonen ergeben, lässt sich das Zellmaterial für die Blutbildung zunächst als sogenannte intermediäre Zellmasse oder Zellstrang erkennen, welche den Raum zwischen medialer Fläche des Somiten, der Darmwand und der Chorda ausfüllend, als lockerer Zellstrang in der Längsachse des Körpers hinziehend, im Laufe der weiteren Entwicklung in ihren Konturen immer be-

stimmter, resp. auf einem Querschnitte betrachtet, abgerundeter wird. Die oberflächlichste Zellage desselben wandelt sich allmählich in ein kontinuierliches Endothelhäutchen um, die verbleibende Zellmasse wird durch Hinzutreten des Blutplasmas immer mehr gelockert und liefert schliesslich die Formelemente des Blutes. Die Kenntnis dieser Vorgänge bei Knochenfischen ist insofern von Wichtigkeit, als die Abstammung der intermediären Zellmasse sich nach den neueren Arbeiten in einwandfreier Weise verfolgen lässt. Die intermediäre Zellmasse ist ein Teil des Mesodermes und kann von der übrigen Mesodermmasse als „Blutmesoderm" unterschieden werden. Auf frühen Entwickelungsstadien, wo die Gliederung des Mesodermes eben im Gange ist, lässt sich die Abschnürung des Blutmesodermes gleichzeitig mit der Abgliederung der Somiten einerseits, des Vornieren- und Seitenplattenmaterials andererseits, direkt nachweisen.

Auch für Amphibienembryonen wurde der Nachweis geliefert, dass die Zellanhäufungen und Zellstränge, welche als erste Anlagen der Gefässendothelien, resp. der Blutelemente angesehen werden müssen, innerhalb der Mesodermlagen entstehen, welche allerdings ohne scharf bestimmbare Grenzen sich von den mächtigen Entodermmassen abspalten.

In der weiteren Verfolgung der Detailfragen der Blutbildung, namentlich der ausserembryonalen, liefern uns Selachier, Vogelembryonen bessere Dienste. Schon am Ende des zweiten Tages beim Hühnchen lassen sich an der Peripherie des eigentlichen Keimhofes in der Umgebung des Ueberganges des Entodermes in den sogenannten Dotterwall vereinzelte Zellstränge, sogenannte Blutinseln, erkennen, welche namentlich in der hinteren Hälfte der Embryonalanlage schnell an Zahl zunehmend die erste Anlage des Gefässhofes bilden (Taf. 10, Fig. 2 u. Taf. 11). Die Hinzugehörigkeit dieser Zellstränge zur inneren

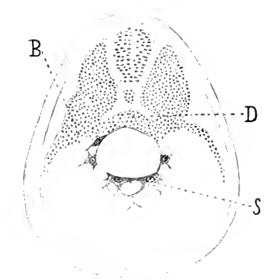


Abb. 140.

Querschnitt durch einen Embryo eines Knochenfisches. B = Blutmesoderm: D = Darmanlage S = Syncytium (nach Marcus).

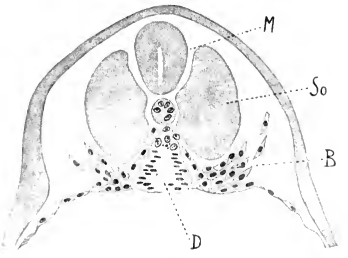


Abb. 141.

Querschnitt durch einen Knochenfischembryo, älteres Stadium. B = Blutmesoderm; D = Darmanlage; M = Medullarrohr; So = Somit (nach Marcus).

Mesodermlage (sogenannte Splanchnopleura) lässt sich mit ziemlicher Sicherheit nachweisen, wenn auch vielleicht die Beteiligung der entodermalen 'Bestandteile, speziell der Elemente des Dottersyncytiums an der Bildung derselben, nicht ganz ausgeschlossen erscheint. In prinzipiell ähnlicher Weise gestalten sich die Verhältnisse auch bei Säugern, bei welchen schon auf relativ frühen Entwickelungsstadien, in der Umgebung des Keimbezirkes, innerhalb des Splanchnopleura der sogenannte Gefässhof (Area vasculosa) hervortritt.

Innerhalb des zunächst noch ungeformten, kompakten Zellmaterials der Blutstränge macht sich schon frühzeitig eine Differenzierung der oberflächlich gelegenen Zellen zu einem kontinuierlichen endothelialen Röhrchen merkbar, wobei dieselben an Länge zunehmend in durchgehende Anastomosen sowohl miteinander als mit zahlreichen unabhängig angelegten leeren Gefässen treten und schon frühzeitig ein dichtes, mit rundlichen Maschen versehenes Gefässnetz liefern. Der Vorgang beginnt in der Peripherie der Keimscheibe, in der Region des frühesten Auftretens des Mesodermes, somit bei Selachiern am ausserembryonalen Keimscheibenrand, bei Sauropsiden in der hinteren Hälfte der Keimscheibe, in der Nähe des Primitivstreifens. In den embryonalen Teilen der Keimscheibe erfolgt ein ähnlicher Differenzierungsvorgang der Blutgefässe aus dem Splanchnopleura, bis dieselben schliesslich in unmittelbare Nähe und in kontinuierliche Verbindung mit dem Herzschlauch gelangen. Innerhalb des neuentstandenen Gefässystems verbleibt das Zellmaterial der Blutstränge in einzelnen unregelmässigen Haufen, sogenannten „Blutinseln" verteilt, an dem ursprünglichen Entstehungsort; nachdem jedoch durch Verbindung des Gefässystems mit dem Herzschlauch die Kontraktionen desselben sich im ganzen Gebiete wirksam machen, werden die Blutinseln durch den

zirkulierenden Blutplasmastrom immer mehr gelockert und weggeschwemmt, und schliesslich das ganze Zellmaterial dem Kreislaufe einverleibt und im Blutplasma regelmässig verteilt.

Die körperlichen Blutelemente sind somit ursprünglich wirkliche kernhaltige, hämoglobinführende Zellen. Ueber die Entstehung der kernlosen Erythrocyten der Säuger, welche erst in der späteren Foetalperiode auftreten und erst gegen Abschluss der Schwangerschaft die kernhaltigen Erythrocyten völlig verdrängen, herrscht noch einige Unklarheit, wenn auch die Ansicht immer mehr an Boden gewinnt, dass die kernlosen Elemente aus den kernhaltigen durch Austritt oder andersartigen Verlust des Kernes entstehen.

Es geht aus dem Geschilderten hervor, dass das innere Blatt des Mesodermes, die Splanchnopleura, sowohl die vornehmste, wenn nicht die einzige Ursprungsstätte des Blutes, wie auch namentlich der ausschliessliche Träger des Gefässystems auf frühen Embryonalstadien ist. Die verschiedenen Bezirke des jungen Keimes werden von diesem Gefässblatt aus, durch Vordringen desselben, vaskularisiert. Mit besonderer Deutlichkeit tritt dieses zutage an meroblastischen Eiern beim Vascularisationsvorgange der Dotterkugel durch Umwachsung derselben durch die Splanchnopleura, der Serosa bei Umbildung derselben durch Hinzutritt der vom Splanchnopleura überzogenen Allantois usw.

Entwickelung des Herzens.

In der ersten Anlage des Herzschlauches der Wirbeltiere lassen sich zwei auf den ersten Blick scharf geschiedene Typen aufstellen, von denen ersterer sämtlichen Anamniern bis auf Knochenfische, der zweite letzteren und sämtlichen Amnioten zukommt. In den ersten Fällen ist das Herz in seiner

Tab. 28.

Querschnitt durch einen Hühnerembryo (Mitte des dritten Tages). Herzregion.

Eine eigentliche Pericardialhöhle existiert noch nicht, ist vielmehr ein Teil der allgemeinen embryonalen Leibeshöhle, des sogenannten Exocoeloms. An dem Herzschlauch die beiden Schichten, das Endocard und das Myocard (samt Pericard) zu unterscheiden. Das dorsale Aufhängeband des Herzens, das Mesocardium dorsale, ist im Schnitte trotz der unbedeutenden Lücke zwischen derselben und dem Herzen zu erkennen.

Infolge typischer Achsendrehung des Kopfteiles nach links ist die Stellung des Querschnittes zur Amnionnaht, im Gegensatz zu den Verhältnissen am Rumpfe (vgl. Taf. 14, Fig. 2) eine assymmetrische.

Am = Amnion, Amn = Amnionnaht, Ao = Aorta, Ch = Chorda, Co = Coelom, En = Endocard, E = Entoderm, Ggl = Ganglien, M = Medulla obl., Mscd = Mesocard, My = Myocard, R = Rachenhöhle, Spl = Splanchnopleura, Se = Serosa.

---

ursprünglichen Form eines Epithelschlauches unpaarig,*) im zweiten Typus resultiert der unpaarige Schlauch aus einer Verschmelzung ursprünglicher paariger, seitlich von der Medianebene gelegener Anlagen. Diese scheinbar so grossen Differenzen beider Entwickelungsmodi lassen sich jedoch leicht plausibel machen, wenn man den Zeitpunkt des Auftretens der betreffenden Anlagen in beiden Typen in Betracht zieht und sich überzeugt, dass bei den Anamnierembryonen zur Zeit ein bereits geschlossener Kopfdarm besteht, der Amniotenkeim dagegen noch ganz flach über den Dotter ausgebreitet liegt. Die Beziehungen der Herzbildung zur Kopfdarmbildung werden ihrerseits ersichtlich, wenn man berücksichtigt: 1. dass die Herzanlage sehr weit nach vorne,

*) Anmerkung. Auf dem frühesten Stadium der Herzanlage der Anamnier, auch der Holoblastier, bevor dieselbe epithelial geworden, ist sie auch in diesen Fällen paarig und zwar, indem sie in Form zweier beiderseits von den Mesodermplatten sich abspaltenden Haufen von Herzbildungszellen auftritt, aus welchen erst nachträglich ein epithelialer Schlauch sich ausbildet.


Se
Ch
Am
Ggl
Ao
M
Amn
R
Msed
Co
En
My
Spl
E

unmittelbar unterhalb des Schlunddarmes angelegt wird und 2. dass das Material für die Herzröhre aus einem aus dem Splanchnopleura (möglicherweise unter Beteiligung des Entodermes) entstehenden Zellhaufen besteht, welcher erst durch den Vorgang des Darmverschlusses in die Medianebene gebracht werden kann. Untersucht man die Herzanlage sowohl des unpaarigen als den paarigen Typus vor oder nach der Verschmelzung, so sieht man dieselbe sich caudalwärts in zwei Gefässe, die primitiven Dottervenen (V. omphalo-mesaraicae), fortsetzen, cranialwärts in ein einzelnes Gefäss, die erste Anlage der Aorta, auslaufen (Taf. 11). Wenn man die Lagebeziehungen der paarigen Anlagen oder, was dasselbe ist, der Dottervenen zum Coelom berücksichtigt und die Vorgänge der Verschmelzung der seitlich von der Medianebene gelegenen Gebilde in derselben ins Auge fasst, so wird es ersichtlich, dass die ursprünglich oder sekundär einheitliche Herzanlage einen allseitigen Ueberzug der Coelomwand aufweist (Taf. 39, Fig. 2) und in ihrer ursprünglichen Gestalt sagittal gestellte, dorsale und ventrale Anheftungslamellen (Mesocardien) besitzt. Schwinden letztere (die ventrale vollständig, die dorsale zum grössten Teil), so liegt der Herzschlauch frei innerhalb der einheitlichen Coelomhöhle (Taf. 28) (primitive Herzhöhle), welche als cranialster Abschnitt der caudalwärts eventuell noch paarigen Leibeshöhle anzusehen ist.

Um die Lagebeziehungen des embryonalen Herzens zu den übrigen Körperorganen und zu den Gefässtämmen begreifen zu können, müssen wir an dieser Stelle etwas vorgreifend genauer auf die Verhältnisse der primären Herzhöhle und der grossen Venenstämme, wie sie speziell bei den Säugern uns entgegentreten, eingehen. Die paarigen hinteren Ausläufer der Herzanlage des noch flach ausgebreiteten Keimes erzeugen eine Vorwölbung in die

Tab. 29.

Fig. 1. Frontalschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryo.

Die Vorhöfe sehr weit und dünnwandig. Das Septum superius noch nicht weit nach innen vorgedrungen. Die Herzkammern sehr dickwandig und eng. Differenzierung der Atrioventricularklappen, der Chordae tendineae und Musc. papillaris in erster Andeutung.

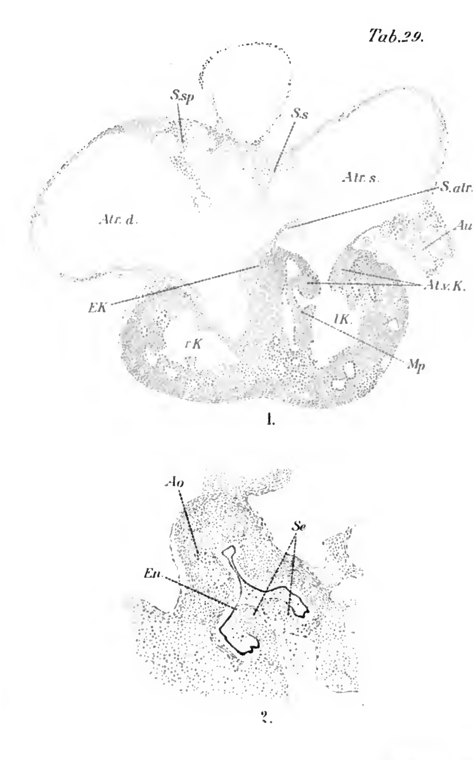
Fig. 2. Schrägschnitt durch den Anfangsteil der Aorta eines älteren Embryo, um die Ausbildung der Semilunarklappen zu zeigen.

Fig. 1. Atr. d. = Atrium dextrum, Atr. s. = Atrium sinistrum, Au = Herzrohr, At. v. K. = Atrioventricularklappe, Ek = Endocardkissen, l. K. = linke Kammer, Mp = Musculus papillaris, S. atr. = Septum atriorum, Ss = Septum sup., Ssp = Septum spurius, r. K. = rechte Kammer.

Fig. 2. Ao = Aorta, En = Endocard, Se = Semilunarklappen.

Coelomhöhle und eine Vorstülpung der Splanchnopleura, durch welche letztere der parietalen Körperwand ganz nahe gebracht wird und es zur partiellen Verschmelzung der Somato- und Splanchnopleura kommt. Es wird durch letzteres zweifaches erreicht: Der in der parietalen Körperwand verlaufende, aus den Venae cardinales ant. und post. gebildete Ductus Cuvieri verschmilzt mit der unter dem Splanchnopleura gelegenen V. omphalo-mesaraica, es entsteht ein kurzer gemeinsamer, annähernd in der Querachse des Körpers verlaufender Stamm. Als einzige Kommunikation der primären Herzhöhle mit der caudalwärts gelegenen Coelomhöhle verbleiben die dorsomedialwärts von dem V. omph.-mes. gelegenen relativ engen Gänge, die Ductus pleuro-pericardiaci. Gehen wir innerhalb der Medianebene der Herzhöhle caudalwärts, so stossen wir auf eine quer gestellte hintere Wand derselben, welche der vorderen Darmpforte, derjenigen Stelle, wo der Kopfdarm sich flächenhaft über dem Dotter eröffnet, entspricht (Taf. 40, Fig. 2).

Die unpaare Herzhöhle reitet gewissermassen mit ihren nach hinten divergenten Ductus pleuro-



1.

2.

pericardiaci auf dem durch die vordere Darmpforte nach hinten begrenzten fingerförmigen Entodermauswuchs, dem Kopfdarm.

Die vorhin erwähnte quer gestellte caudale Wand der Pericardialhöhle bildet den medialen Teil der primitiven Abgrenzung der letzteren von der allgemeinen Leibeshöhle, das sogenannte Septum transversum. Die lateralen Abschlüsse des Septum werden durch die den Ductus Cuvieri beherbergenden Mesodermfalten geliefert (Mesocardia lateralia).

Ziehen wir nun in Betracht, dass der nur für kurze Zeit geradegestreckte Herzschlauch sich frühzeitig

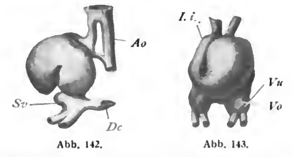


Abb. 142. Abb. 143.

Herz eines Kaninchenembryo. Abb. 142 = Prolilansicht; Abb. 143 = Ansicht von vorne. Ao = Aorta; Dc = Ductus Cuvieri; I. i. = Incisura interventricularis; Sv = Sinus venosus; V. o = Dottervene; V. u. = Nabelvene (nach Born, aus Hochstetter).

krümmt und dass sein caudales, die Venenstämme aufnehmendes Ende dorsalwärts, die beiden Krümmungsschenkel ventralwärts zu liegen kommen, so werden die topographischen Beziehungen des Herzschlauches zum Septum transversum und zum Coelom vollständig klar. Das Herz ruht mit seiner dorsalen (hinteren) Fläche auf dem schräg gestellten Septum transversum (Taf. 26). Letzteres läuft mit einem dorsalwärts konkaven freien Rande seitlich in die Mesocardia lateralia aus. Innerhalb des Septum transversum sind die grossen Venenstämme, die Dottervenen und die Ductus Cuvieri gelegen. Dorsal-

wärts von dem in seiner Gesamtheit sichelförmigen Septum transversum ist eine freie Kommunikation der Pericardialhöhle mit der caudalwärts gelegenen Leibeshöhle gegeben, welche durch den mittlerweile röhrenförmig geschlossenen Darmschlauch (Oesophagus) halbiert wird und aus den mehrfach erwähnten Ductus pleuro-pericardiaci besteht (Taf. 26, Abb. 111—113).

Gehen wir nun auf die Entwickelungsvorgänge des Herzschlauches ein, so ist zunächst seine Zusammensetzung aus einem entodermalen Schlauch, dem späteren Endocard und einer kompakten, das

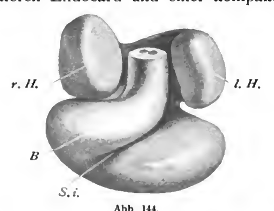


Abb. 144.

Modell des Herzens eines 4,3 mm langen menschlichen Embryo von vorne. B = Bulbus arteriosus; $\left.\begin{array}{l}\text{l. H.}\\ \text{r. H.}\end{array}\right\}$ = linkes, rechtes Herzohr; S. i. = Sulcus interventricularis (nach His).

Endocard zunächst noch sehr locker umgebenden mesodermalen Wand, dem späteren Myocard und Pericard, zu berücksichtigen (Taf. 39, Fig. 2). Das caudale, die Venenstämme aufnehmende Ende des Herzschlauches wird als Sinus venosus, das craniale Ende als Bulbus arteriosus unterschieden; es sind somit Zustände, welche bei den Fischen zeitlebens persistieren. Berücksichtigt man die vorhin erwähnte S-förmige Krümmung des Herzschlauches und die Erweiterung seines mittleren Abschnittes, welcher vom hinteren Abschnitt schon

sehr frühzeitig durch eine verengte Stelle, den Canalis auricularis, abgesetzt wird, so können wir bereits auf frühen Stadien, vom cranialen zum caudalen Ende fortschreitend, folgende Teile unterscheiden: Bulbus, Kammer, Canalis auricularis, Vorkammer, Sinus venosus. Indem sich die beiden Schenkel, Bulbus und Kammerteil, immer inniger aneinanderlegen, entsteht zwischen denselben ein Inter-

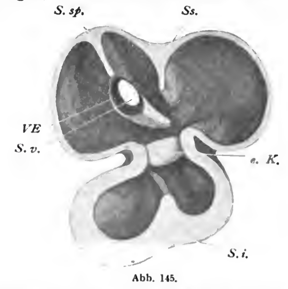


Abb. 145.

Dorsale Hälfte eines in frontaler Richtung halbierten Herzens von einem menschlichen Embryo von 10 mm Länge. (Modell von His.) ek = Endocardkissen; S. i. = Septum inf.; Ss = Septum sup.; S. v. = Sinus venosus; Ssp = Septum spurium; VE = Valv. Eustachii.

ventricularspalt, welcher durch Verschmelzung der beiden benachbarten Wände immer seichter, das aus der Verschmelzung entstehende Querstück immer höher wird. Es schneidet sich aber gleichzeitig an der Aussenfläche des Herzens als erste Andeutung der Trennung des linken und rechten Kammerteiles, der Sulcus interventricularis, durch. Gleichzeitig gehen auch wichtige Ausgestaltungen des venösen Teiles des Herzens einher. Es buchten sich jen-

seits des Ohrkanals zwei mächtige Säcke vor, welche als embryonales rechtes und linkes Herzohr bezeichnet, in Wirklichkeit die Anlagen der beiden Vorkammern aus sich entstehen lassen (Abb. 144). Der Bulbus arteriosus wird von den nach vorne andrängenden Gebilden umlagert, der Ohrkanal rückt in die Tiefe und liegt der Hinterfläche des Bulbus an. Der hintere Teil des venösen Abschnittes, welcher den Sinus venosus in sich fasst, kommt nun immer mehr nach

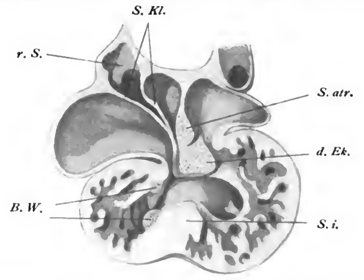


Abb. 146.
Frontalschnitt durch das Herz eines Kaninchenembryo. B.W = Bulbuswülste; d. Ek.=dorsales Endokardkissen; S. atr.=Septum atriorum; S. i.=Septum interventriculare; S. Kl. = Sinusklappen; r. S. = rechtes Sinushorn (nach Born aus Hochstetter).

rechts, in den Bereich der späteren rechten Vorkammer, zu liegen. Es lassen sich am Sinus nunmehr ein Querstück und zwei Hörner unterscheiden.

Zur definitiven Ausgestaltung des Herzens von aussen gehören noch folgende Veränderungen: 1. Es erfolgt die Sonderung des einheitlichen Bulbus arteriosus in die definitive Aorta und Art. pulmonalis. Dieses geschieht durch spiralig nach innen

einschneidende Vorsprünge, sogenannte Bulbuswülste (Abb. 146), durch welche der distalste Teil des Bulbus der Länge nach halbiert wird, der proximale Abschnitt dagegen hauptsächlich in die rechte Kammer aufgeht. 2. Der Sinus venosus, resp. sein rechtes Horn wird in die Wand des linken Vorhofes einbezogen, das linke Horn obliteriert bis auf das als Sinus coronarius cordis persistierende Querstück. 3. Der linke Vorhof erhält einen Zufluss aus der Lunge durch eine zunächst kleine und einheitliche Lungenvene. Dieselbe setzt sich aus vier Aesten zusammen. Indem der durch Zusammenfluss letzterer entstandene Stamm in die Wand des linken Vorhofes einbezogen wird, kommen die vier Venen einzeln in die Höhle des Vorhofes zu münden.

Was die inneren Gestaltungsvorgänge im Herzen betrifft, so ist zu bemerken, dass die Höhle nur in allerfrühesten Stadien einen getreuen Ausguss der Aussenverhältnisse darstellt und sich frühzeitig durch entsprechende Leistenvorsprünge und Septen komplizierter gestaltet.

Dem Sulcus interventricularis entsprechend ragt in den Kammerabschnitt des Herzens das Septum inferius vor, welches mit einem konkaven freien Rand versehen, mit seinem dorsalen Rande bis an den Auricularkanal reicht.

Von dem Dache des Vorkammerabschnittes ragt gegen den Canalis auricularis das Septum superius herunter, welches die Trennung der Vorhöfe andeutet. Die Sinusmündung wird rechts und links von Klappen umrandet. Die Verlängerungen der beiden bilden unter Verschmelzung eine gegen den Ohrkanal ziehende Leiste, das sogenannte Septum spurium. Der Ohrkanal verengt sich unterdessen in einer eigentümlichen durch Bildung sogenannter Endocardkissen bedingten Weise (Abb. 145 u. 146). Sein Lumen verwandelt sich in einen länglichen, frontal gestellten, etwa bisquitförmigen Spalt. Indem nun

Tab. 30.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch die Kammerwand eines 2 mm langen Kaninchenembryo.

Muskelbalkensystem gut ausgebildet, in der linken Hälfte kontinuierlicher Endocardüberzug, rechts Endocardkissen schräg getroffen.

Fig. 2. Ein Teil des vorigen Schnittes bei starker Vergrösserung. Histogenese der Fibrillen der Herzmuskulatur. Die jungen Fibrillen noch ohne Querstreifung.

Fig. 1. En = Endocard, Enk = Endocardkissen, My = Muskeltrabekel.

Fig. 2. En = Endocard, My = Myofibrillen.

---

das Septum atriorum immer tiefer herunterragt, stösst es mit seinem freien, wulstartig verdickten Rande an die Endocardkissen des Ohrkanals, halbiert denselben und bildet gleichzeitig eine bis auf das zu dieser Zeit entstehende Foramen ovale vollständige Scheidewand zwischen den Vorhöfen. Das Foramen ovale wird als eine grössere Oeffnung an der Wurzel des Septum atriorum erst sekundär gebildet.

Das Septum inferius nähert sich seinerseits von unten den Endocardkissen des Ohrkanals und verschmilzt zum Teil mit denselben. Es greift aber gleichzeitig an seinem freien Rande ein anderer Vorgang ein: seine Verwachsung mit dem freien Rand des Septum bulbi, welche erst die Trennung der beiden Kammern perfekt macht. Die Scheidung des Bulbus arteriosus in die zwei grossen Arterienstämme, die Pulmonalis und Aorta, geht ebenfalls durch Hervorwachsen leistenartiger, spiralig verlaufender Endocardwulste vor sich (S. 227 u. Abb. 147). Da dieselben im distalen Teile annähernd sagittal, im proximalen Teile, nahe der eigentlichen Kammer, frontal gestellt sind, entstehen durch ihre Verschmelzung und entsprechende Einschnürung der Aussenwand des Bulbus zwei bis zu einem gewissen Grade einander umschlingende Gefässe, wie es die Pulmonalis und Aorta auch verbleiben. Indem nun die proximalwärts wachsende Scheidewand des Bulbus mit ihrem freien unteren Ende an den oberen Rand des Septum in-

Tab.30.

1.

En

En K

My

2.

En

My

ferius stösst und in dasselbe übergeht, entsteht die definitive Verbindung des rechten Ventrikels mit der Pulmonalis, des linken mit der Aorta.

Von den weiteren Umgestaltungen im Innern des Herzens müssen zunächst noch die Rückbildungsvorgänge am Foramen ovale und an den Sinusklappen Erwähnung finden. Indem der Sinus venosus in definitiver Weise in die rechte Vorkammer miteinbezogen wird, werden die Sinusklappen niedriger, die linke Klappe und das Septum spurium verschmelzen mit dem Septum atriorum, der caudale Teil der rechten Klappe bleibt als valvula Thebesii und Eustachii für die Mündungen des Sinus coronarius cordis und der unteren Hohlvene erhalten. Das Foramen ovale wird verschlossen, indem rechts von dem Septum primum eine sichelförmige Leiste vom Dache der Vorkammer herunterwächst, sich an der rechten Seite des Foramen ovale vorschiebt und dasselbe schliesslich vollständig überdeckt, aber in der Regel erst nach der Geburt mit dem Septum primum verwächst. Es sei auch hervorgehoben, dass bei der Scheidewandbildung der Kammern, der Verwachsungsvorgang des Septum inferius mit dem Bulbusseptum eine kleine Oeffnung bestehen lässt, die noch bei Reptilien zeitlebens als Foramen Panizzae persistierend, bei Vögeln und Säugern als pars membranacea zur Obliteration gebracht wird.

Die Schilderung der Ausbildung der Klappen setzt die Kenntnis der feineren Struktur des Herzschlauches voraus; gemäss seiner zweifachen Entstehung finden wir von den frühesten Entwickelungsstadien an ein relativ enges endotheliales Rohr vor, welches in einem sehr weiten mesodermalen Schlauch gewissermassen frei flottiert (Taf. 28 und Fig. 2, Taf. 39). Der ziemlich weite, spaltförmige Abstand zwischen beiden weist zunächst nur noch spärliche Formelemente auf. Das Lumen der Herzhöhlen ist demnach ursprünglich noch eng, die Atrioventricu-

laröffnungen nur spaltförmig. Die mesodermale Wand der Kammerteile beginnt nun sehr frühzeitig muskulös zu werden. Indem an der Innenfläche des Muskelschlauches allmählich ein dichtes Netz von Muskelbalken ausgebildet wird, kommt das Endothelrohr in nähere Berührung mit denselben, dringt in alle zwischen den Balken entstehende Nischen, bildet, mit anderen Worten, einen vollständigen, den bleibenden Zuständen entsprechenden endocardialen Ueberzug für das Myocard (Taf. 30).

Die Atrioventricularklappen werden zunächst durch die stark gewucherten Endocardkissen vertreten (Taf. 29). Ihre weitere und definitive Ausbildung hängt jedoch mit einem eigentümlichen Rarefikations- und Unterminierungsvorgang innerhalb des schwammigen Muskelwerks der Kammern zusammen. Indem die peripher gelegenen Muskelbalken sich verdicken, miteinander verschmelzen und somit die muskulöse Herzwand verstärken, findet umgekehrt eine Rarefikation und Atrophie der mehr nach innen zu gelegenen Muskelbalken statt, welche zum Teil in sehnige Elemente, die Chordae tendineae, umgewandelt werden. Es wird dadurch die Kammerseite der Atrioventricularklappen gewissermassen allmählich herauspräpariert.

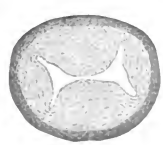


Abb. 147.
Querschnitt durch den Truncus arteriosus eines Säugers. Die Endokardkissen im Begriff die getrennten Lumina der Aorta und Art. Pulm. resp. die Semilunarklappen zu bilden.

Die erste Anlage der Semilunarklappen greift zurück auf die Entstehung des Septum bulbi durch Verschmelzung der aus gallertigem Gewebe mit Endocardüberzug bestehenden Bulbuswülste. Indem an der verengten Stelle des Bulbus arteriosus, welche seinem proximalen Teile entspricht, die Wülste früh-

zeitig besonders mächtig auftreten, wobei zwei schwächere und zwei stärkere vorhanden sind, führt die Verschmelzung von zwei letzteren zur Halbierung des ursprünglich viereckigen Lumens und zur Entstehung der eigentümlichen dreischenkeligen Konfiguration der sekundären Lumina. Durch Schrumpfung des Gallertgewebes werden dann die Bulbuswülste in Taschen umgewandelt (Abb. 147 u. Taf. 29, Fig. 2).

Wie bereits vorhin erwähnt, wird die erste Anlage des Pericards, somit die Sonderung der Pericardialhöhle von der Pleuroperitonealhöhle bereits durch das erste Auftreten des Septum transversum angedeutet. Indem das Herz mit seinem caudalen Ende, resp. mit den beiden hineinmündenden V. omphalo-mesaraicae, gewissermassen auf der vorderen Darmpforte ruht (Taf. 26) und somit caudalwärts völlig abgeschlossen ist, besorgen die Mesocardia lateralia, die durch die Ductus Cuvieri gebildeten schräg caudalwärts dorsoventral verlaufenden Falten, den seitlichen Abschluss der Pericardialhöhle (Abb. 111—113). Die zwischen beiden Bögen der Mesocardia klaffende Pforte führt durch die relativ engen Ductus pleuropericardiaci caudalwärts in die allgemeine Coelomhöhle. In der Medianebene springt in die Pforte der mächtige, den Oesophagus samt Trachea umschliessende Wulst vor, welcher an einer Stelle mit der dorsalen Herzwand verwachsen bleibt (Rest des Mesocardium dorsale, s. d.).

Der Abschluss der Pericardialhöhle wird nun dadurch vollendet, dass die Ductus Cuvieri sich zunächst an die Vorkammern des Herzens anlegen und dann in caudocranialer Richtung mit ihrer Wand verschmelzen. In der Medianebene schiebt sich ausserdem der Trachealwulst dazwischen und verschmilzt mit der Herzwand in cranialer Fortsetzung des Mesocardium dorsale, sowie beiderseits mit den Ductus Cuvieri.

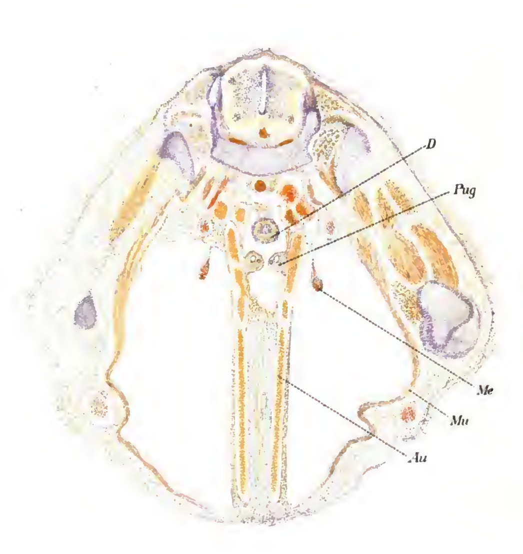
Tab. 31.

Querschnitt in der Gegend des grossen Beckens eines Schafembryo von 1,5 cm, um den Verlauf der Art. umbilicales und des Urachus und ihrer Beziehungen zur Urogenitalleiste zu demonstrieren. Au = Art. umbilicales, D = Darm, Me = Mesenterium (Mesovarium), Mu = Muskulatur der Bauchdecken, Pug = Plica urogenitalis mit quer getroffenem Wolffschem und Müllerschem Gang. Zwischen den Nabelarterien verlaufen der Urachusstrang und der Dottergang.

Anlage des Gefässystems.

In der Anlage des peripheren Gefässystems sind die Anamnier von den Amnioten in mancher Hinsicht zu trennen: Es hängen die Hauptunterschiede beider Klassen zum Teil mit der verschiedenen Atemweise der kiemenatmenden Anamnier von den lungenatmenden Amnioten, z. a. mit dem hochausgebildeten rein foetalen Allantois- resp. Placentakreislauf zusammen, welcher selbstverständlich nur den Amnioten zukommt.

Die kiemenatmenden Anamnier behalten zeitlebens unter relativ geringen Veränderungen den embryonalen Zustand ihres Gefässystems, welcher in prinzipiell identischer Weise auch bei den Amnioten entstehend, bei letzteren einen nur vorübergehenden Zustand vertritt. Der craniocaudal gestellte Herzschlauch empfängt von seinem caudalen Ende die grossen von hinten kommenden Venenstämme und sendet cranialwärts einen einheitlichen Arterienstamm, den Truncus arteriosus, welcher sobald in zwei Hälften zerfallend, in die Kiemenbögen eine entsprechende Anzahl Seitenäste, die Kiemenarterien, abzweigt; die Kiemenarterien in der Achse der Kiemenbögen ventro-dorsalwärts verlaufend, vereinigen sich dorsalwärts vom Kiemendarm zu zwei caudalwärts verlaufenden primitiven Aorten; von letzteren zweigen sich Aeste zu den Eingeweiden, Extremitäten usw. ab. Die grössten Umwandlungen

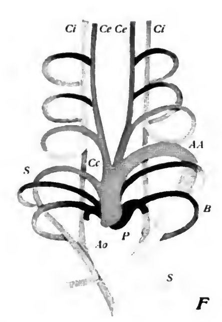

D
Pug
Me
Mu
Au

im Arteriensystem der Amnioten gehen in den Kiemenarterien derselben vor sich, welche nur zum kleinsten Teile in ihrer ursprünglichen Gestalt erhalten bleiben (vergl. unten). Der zweite wichtige Umwandlungsvorgang des Arteriensystems, die Verschmelzung der beiden Aorten zu einem paarigen Gefäss, ist den Anamniern mit den Amnioten gemeinsam. Sehr weitgehende Verschiedenheiten weist der rein foetale Kreislauf bei Anamniern und Amnioten auf. Die wasserlebenden Larven der ersteren erhalten in ihren Kiemen ein sehr früh auftretendes, definitives Atemorgan, es kommt daher bei denselben von vorübergehenden, embryonal funktionierenden Zirkulationssystemen nur das, die Dotterkugel umspinnende und zur Resorption derselben bestimmte Gefässnetz zur Ausbildung, welches durch Verzweigung der Dotterarterien (Art. omphalo-mesaraicae s. vitellinae) gebildet wird und sich durch entsprechende Dottervenen wiederum in das venöse Herzende ergiesst. Neben diesem Dottersystem, welches in prinzipiell ähnlicher Weise auch bei Amnioten angelegt wird, kommt aber bei letzteren ausserdem ein mächtiges, foetales Kreislaufsystem zur Ausbildung, welches zur Vermittelung des Gaswechsels des in eine Eischale oder in die Gebärmutter eingeschlossenen Amniotenembryos mit der Aussenwelt bestimmt, als Allantoiskreislauf bei Sauropsiden, als Placentarkreislauf bei Säugern bezeichnet wird. Derselbe wird von zwei Nabelarterien (Art. umbilicales) gespeist, welche dem Allantoisstiel entlang vom caudalen Ende der Aorta entspringen und sich in ein reiches Capillarnetz in der mesodermalen Schicht der Allantois verzweigen und durch dessen Vermittelung zur Serosa des Sauropsideneies, resp. zum Chorion der Säuger gelangen (Taf. 17). Das Blut des Nabelkreislaufes wird dann in zwei Nabelvenen gesammelt, welche in der ventralen Körperwand des Embryo verlaufend zur gemeinsamen Sammelstelle der Venenstämme, dem

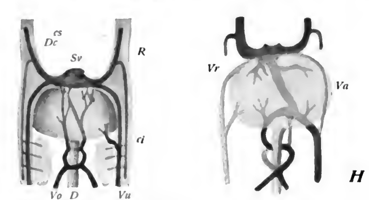
Sinus venosus, gelangen und sich in demselben gemeinsam mit den Dottervenen, welche die Darmwand begleiten, ergiessen (schematische Figur G).

Die Kiemenarterien werden bei Amnioten in der Sechszahl angelegt (Fig. F), wobei der für den Mandibularbogen bestimmte Stamm als erster angelegt wird, um am frühzeitigsten. während der sechste in Bildung begriffen ist, zu verschwinden. Nach Abgabe der sechs Kiemenbögen setzt sich das cranialste Ende des paarigen Truncus arteriosus als Carotis externa cranialwärts fort. In ähnlicher Weise entspringt aus dem cranialsten Ende der durch Verschmelzung der dorsalen Kiemenarterienenden entstehenden paarigen Aortenwurzel die Carotis interna. Die erste, zweite und fünfte Kiemenarterie obliterieren frühzeitig vollständig; der dritte Bogen persistiert als Verbindung der beiden Carotiden. Bei der Umwandlung des vierten und sechsten Bogens tritt eine bedeutende Assymetrie zutage, welche im bleibenden Zustand ihren deutlichen Ausdruck findet. Indem der Truncus arteriosus durch eine spiralige Scheidewand in die Aorta und Art. pulmonalis geteilt wird, bleibt der sechste linke Bogen bis zur Geburt als Ductus Botalli. Verbindung der Art. pulmonalis mit dem Arc. Aortae, bestehen; rechterseits obliteriert er vollständig und frühzeitig. Der linke vierte Bogen kommt zur mächtigsten Entfaltung und tritt als direkte Fortsetzung der Aorta, der Arcus Aortae, auf. Auf der rechten Seite ist die Fortsetzung des rechten Truncus arteriosus als Truncus anonymus zu bezeichnen, der vierte Bogen als Arteria subclavia.

Viel komplizierterer Art als die Umwandlungen des Arteriensystems sind die Wandlungen, welche die grossen Venenstämme im Laufe der Entwickelung, namentlich der Säuger, durchzumachen haben. Es stehen dieselben in engster Beziehung zur Ausbildung der Leber, des Septum transversum und zu



Schematische Darstellung der arteriellen Kiemenbögen und ihrer Umwandlungen. Grau sind diejenigen Abschnitte dargestellt, welche nur embryonal existieren, rot = die persistierenden Stämme. AA = Arcus Aortae; Ao = Anfangsteil der Aorta; B = Ductus Botalli; Cc = Car. communis; Ce = Car. ext.; Ci = Carot. int. P = Art. pulm.; S = Subclavia.



Schematische Darstellung der Hauptvenenstämme der Säugerembryonen. Ansicht von vorne. G = jüngeres, H = älteres Stadium. In G sind schematisch Rumpfwand (R), Leber, Niere eingetragen. Unter der Leber schimmert der Ductus renosus Aranzii durch. ci = v. cardinalis inf.; cs = v. card. sup.; Dc = Ductus Cuvieri; D = Darm; Sv. = Sinus venosus; Vo = V. omphalo-mesaraica; Vu = Vena umbilicalis; Va = Vasa advehentia; Vr = Vasa revehentia; (mit Benutzung der Hochstetter'schen Schemata).

den wiederholten Veränderungen der Zirkulationsverhältnisse und namentlich ihrer peripheren Gebiete im Laufe der Ontogenese. Die am frühesten auftretenden Venenstämme sind (Fig. G): 1. Das Sammelgebiet für den Dotterkreislauf, die Venae omphalomesaraicae, welche, wie bereits oben erwähnt, dem Darmrohr entlang zum Sinus venosus des Herzens gelangen, wobei sie zur Anlage des Septum transversum mächtig beitragen. 2. Die aus den hinteren Körperpartien, vorwiegend aus den Urnieren stammenden, in der dorsalen Leibeswand verlaufenden Venae cardinales. 3. Denselben entsprechende, aus der Kopf- und Halsregion kommende Venae cardinales anteriores, s. jugulares. 4. Aus der Verschmelzung beider letztgenannten Stämme entstehende, schräg dorso-ventralwärts verlaufende Cuviersche Gänge. Indem letztere die Leibeswand verlassend zum Herzen, speziell zum Sinus venosus, hinziehen, bilden sie aus der Körperwand mesenterienartige schräg dorsoventral in cranio-caudaler Richtung gestellte Lamellen, welche von Bedeutung für die später erfolgende Pericardbildung werden (s. o. S. 231). Diesen mächtigen, primitiven Gefässtämmen gesellen sich die im Beginn sehr schwachen aus dem Allantoisgebiet kommenden Venae umbilicales zu, welche in der ventralen Leibeswand verlaufend, ebenfalls in den Sinus venosus einmünden. Dieses primitive Verhalten der Venenstämme ändert sich wiederholt in Abhängigkeit von dem Ausbildungsgrad der peripheren Ausbreitungsbezirke der betreffenden Venenstämme; indem die Dotterblase der Säuger schon frühzeitig in ihrem Inhalt erschöpft wird und an Bedeutung für die Oekonomie der Embryo einbüsst, treten auch die V. omphalo-mesaraicae in ihrem Volumen bedeutend zurück, wogegen die von der immer mächtiger zur Ausbildung gelangenden Allantois resp. Placenta gespeisten Nabelvenen sehr bedeutend an Volumen zunehmen und den Höhepunkt ihrer Aus-

bildung in der letzten Foetalperiode erreichen, bei der Geburt dagegen in ganz unvermittelter Weise infolge der ersten Lungenausdehnungen versiechen. Es treten nun immer mehr in den Vordergrund das definitive mächtige System der Pfortader und der unteren Hohlvene, welche, nach Massgabe der fortschreitenden Ausbildung der Darmeingeweide, resp. der hinteren Extremitäten, in der letzten Zeit der Schwangerschaft, relativ spät zur Ausbildung gelangen, wobei bei der Ausbildung der Pfortader das ursprünglichste System der Dottervenen wieder zum Teil in ihre Rechte kommt.

Die ersten wichtigen Veränderungen des ursprünglichen Verhaltens der grossen Venenstämme betreffen die V. omphalo-mesaraicae, indem dieselben dem Darmrohr entlang verlaufend durch dreifache Anastomosen (eine dorsale und zwei ventrale) zwei Venenringe bilden, wobei der rechte Schenkel des caudalen und der linke des cranialen obliterieren. Es kommt dadurch ein einziger, den Darm spiralig umgebender Venenstamm zustande, die spätere Vena portae (Fig. H).

Indem das craniale Ende der V. omphalo-mesaraica vor ihrer Mündung in den Sinus venosus sich im Septum transversum mit den Zellschläuchen der Leberanlage durchflechtet, zerfällt sie schliesslich in ein dichtes Gefässnetz, reicht jedoch für die Speisung desselben nur für kurze Zeit aus. Da sie schnell an Volumen relativ und absolut abnimmt, wird die Versorgung des Gefässnetzes mit Blut nunmehr von den Venae umbilicales übernommen, welche frühzeitig mit dem Lebergefässnetz Anastomosen eingehen. In der späteren Foetalzeit, entsprechend der mächtigen Ausbildung der Eingeweide und der Pfortader, wird die alte Bahn der Dottervene für die Leberversorgung wieder in den Vordergrund gerückt.

Von dem immer mächtiger werdenden System des Nabelkreislaufes gelangt nur die linke Nabelvene

zur bedeutenden Entfaltung. Es wird jedoch ihre ursprüngliche Mündung in den Sinus venosus durch eine Anastomose mit dem System der Dottervenen zur Obliteration gebracht, welche in kurzer Zeit die Besorgung des ganzen Abflusses des immer mächtiger werdenden Placentarstromes übernimmt. Diese Anastomose wird durch eine Verbindung zwischen linker und rechter Dottervene praeformiert, welche als Ductus venosus Aranzii bezeichnet wird (vgl. Fig. G u. H).

Die Ausbildung der V. cava inferior geht ebenfalls von dem Endstücke der rechten V. omphalomesaraica aus, welches als V. revehens hepatis bezeichnet wird. Die Hohlvene wächst von hier caudalwärts als schwacher Stamm hervor und gewinnt an Volumen erst nachdem sie Anastomosen mit den V. cardinales posteriores gebildet; sie übernimmt den Abfluss des hinteren Teiles des Versorgungsgebietes derselben und des Extremitätenblutes. Der vordere Teil der Cardinalvenen wird in assymetrischer Weise modifiziert, indem rechts die grössere Vena azygos mit Mündung in die obere Hohlvene, links die kleinere Hemiazygos entsteht; eine Queranastomose vermittelt ihre Verbindung.

Das im Beginne symmetrische Verhalten des Ductus Cuvieri wird im definitiven Verhalten zugunsten der rechten Seite verschoben, indem durch eine sich sekundär anlegende Queranastomose der Blutstrom des linken Ductus Cuvieri in den rechten als Truncus anonymus sinister abgeleitet wird. Der proximalste Teil des obliterierten linken Ductus Cuvieri persistiert als Sinus coronarius cordis.

Entwickelung des Lymphsystemes und der Milz.

Ueber die Entwickelung des Lymphsystems ist bis jetzt nur weniges bekannt. Für Säugerembryonen wurde in der letzten Zeit der Nachweis erbracht,

dass die Entstehung der grossen Lymphstämme, wie des Ductus thoracicus, Truncus cervicalis von derjenigen der kleinen, peripher von den Hauptgruppen der Lymphknoten gelegenen Gefässe verschieden ist. Erstere entstehen als blind abschliessende fingerförmige Ausstülpungen von der Wand der Vena subclavia, der späteren Mündungsstelle des Ductus thoracicus. Die Ausstülpungen verzweigen sich und wachsen zu langen, röhrenförmigen Gebilden aus, welche peripher mit grossen lacunenartigen Spalten abschliessen, in denen die ersten Anlagen der späteren Lymphknoten erblickt werden. Die peripher von denselben verlaufenden Lymphgefässe sollen durch Zusammenfluss aus kleineren Gewebsspalten entstehen.

Die Entwickelung der Milz führte die an der Erforschung derselben beteiligten Forscher zu vielen Kontroversen. In topographischer Hinsicht lässt sich der sichere Nachweis erbringen, dass die Milz innerhalb des Mesoduodenums in nächster Nachbarschaft der Pankreasanlage als eine nach links gerichtete Vorwölbung des ersteren zuerst zu erkennen ist. Es wird nun von vielen Forschern angenommen, von anderen wieder in Abrede gestellt, dass die zelligen Elemente der Milzanlage zum Teil oder im vollen Umfange aus dem Entoderm, durch Auswandung der Elemente desselben entstehen. Die Mehrzahl der Autoren neigt jedoch der Ansicht zu, dass die Milz ein rein mesodermales Organ sei, dessen Elemente zum grössten Teil aus dem lockeren Gewebe des Mesenteriums selbst, zum Teil wohl auch seitens des gewucherten Coelomepithels geliefert werden.

Kap. VIII.

Entwickelung des Urogenitalsystems.

In der Entwickelung und noch mehr in dem bleibenden Zustande des Urogenitalsystems lässt sich das dritte, scharf charakterisierte Unterscheidungsmerkmal zwischen Anamniern und Amnioten erkennen: Es kommt ersteren als Harnapparat nur die Vorniere und der Hauptsache nach die Urniere zu; bei letzteren wird die Vorniere nur in unbedeutenden Rudimenten angelegt; die Urniere, obwohl ein ansehnliches Organ, steht dagegen nur während des embryonalen Lebens im Dienste der Harnbereitung und Entleerung; das endgültige Harnorgan der erwachsenen Amnioten ist vielmehr die nur bei letzteren auftretende sogenannte Nachniere (bleibende Niere, Metanephros).

So durchgreifend dieser Unterschied des endgültigen Zustandes der Harnorgane auch vorkommen mag, die Anlagen und Entwickelung derselben weisen bei allen Vertebraten die grössten Analogien auf und lassen sich, für manche kardinale Punkte wenigstens, auf ein gemeinsames Schema zurückführen. Letzteres gilt namentlich für das Material der ersten Anlage: Der ganze Harnapparat ist mesodermaler Herkunft; es lässt sich für die meisten Wirbeltiere der strikte Nachweis erbringen, für einige wenigstens höchst wahrscheinlich machen, dass der einzige Mutterboden desselben das Verbindungsstück zwischen Ursegment und Seitenplatte, der sog. Urseg-

Tab. 32.

Fig. 1. Frontalschnitt durch eine Tritonlarve. Der Schnitt trifft in der Kopfregion Gehirn, Augen, links das Labyrinthbläschen und einen kleinen Abschnitt der Chorda. In der Rumpfregion wurde von dem Schnitt die Aorta ihrer ganzen Länge nach getroffen, rechts ist auch der Aortenbogen mit den Anfängen der Kiemenarterien getroffen. Unmittelbar dem Kopf sich anschliessend die voluminöse Vorniere (zur Zeit das einzige Harnorgan). Von den drei Vornierentrichtern links zwei, rechts einer getroffen. Rechts der Vornierengang, caudalwärts ziehend getroffen. Zu beachten ist die braune Pigmentierung in vielen Epithelorganen.

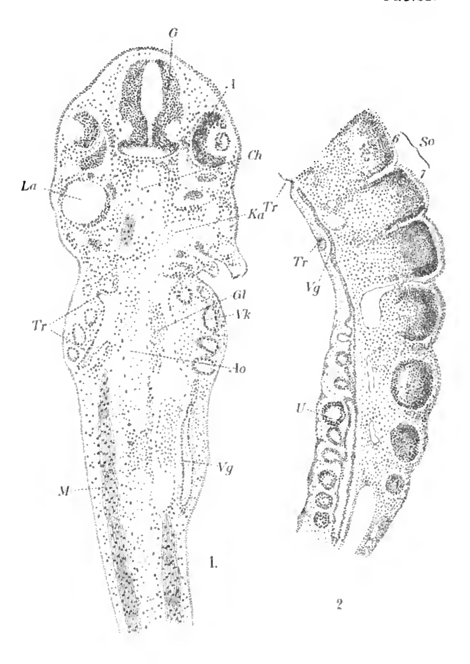
Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Rumpfteil eines Kaninchenembryo von ca. 2 mm Länge. Gegend der 6—14 Körpersegmente. Der Länge nach getroffen der an der Grenze des sechsten Somiten beginnende Vornierengang, welcher in der Gegend des achten Somiten sich in den Urnierengang (Wolffschen Gang) fortsetzt. Von der Vorniere finden sich nur schwache Rudimente in Form zweier trichterartiger, mit dem Epithel der Leibeshöhle kommunizierender Knospen. Die Urniere besteht aus einzelnen allseits abgeschlossenen epithelialen Bläschen (aus welchen späterhin die Segmentalkanälchen entstehen), von denen einzelne bereits in Verbindung mit dem Urnierengang getreten sind. Zu beachten ist der bereits auf diesem frühen Stadium auftretende nichtsegmentale Charakter der Urnierenbläschen, von denen auf ein Körpersegment zwei bis drei entfallen.

Fig. 1. A = Auge, Ao = Aorta, Ch = Chorda. G = Gehirn, Gl = Glomerulus, Ka = Kiemenarterie, La = Labyrinthblase, M = Rückenmuskel, Tr = Trichter, Vk = Vornierenkanälchen, Vg = Vornierengang.

Fig. 2. 6. u. 7. So = 6. u. 7. Somit, Tr = Trichter des Vornierenrudimentes, U = Urnierenbläschen, Vg = Vornierengang.

---

mentstiel ist (Taf. 13). In Abhängigkeit von verschiedenen Umständen, von der früheren oder späteren Ablösung des Somiten von dem mit der Seitenplatte zunächst verbleibenden Ursegmentstiel, von der früheren oder späteren Anlage der Nierenelemente, lässt sich die Umwandlung der Zellen des Ursegmentstieles in die Nierenkanälchen direkt verfolgen oder nicht. Im letzteren Falle finden wir an derjenigen


G
1
Ch
La
Ka
Tr
Gl
Vk
Tr
Io
Vg
M
1.
6
So
7
Tr
Tr
Vg
U
2

Stelle, wo der Segmentstiel vor seiner Auflösung in Mesenchym deutlich epithelial erkennbar war, eine Anhäufung eines durch seine Dichte ausgezeichneten Mesenchymgewebes, des sogenannten nephrogenen Gewebes. Es entstehen dann aus demselben durch entsprechende epitheliale Einordnung der lockeren Elemente typisch epithelial gebaute kanalartige Gebilde, die Anlagen des Harnapparates.

Die Beziehungen der beiden Abschnitte des embryonalen Harnapparates, der Vorniere und Urniere, müssen sowohl in topographischer Hinsicht wie in bezug auf die zeitliche Reihenfolge ihres Auftretens geschildert werden.

Die Vorniere entwickelt sich im allgemeinen im Bereiche einiger vorderer Rumpfsegmente, dringt jedoch zuweilen noch ziemlich weit caudalwärts vor. Die Urniere legt sich meistens im ganzen übrigen Bereich des embryonalen Körpers aus sämtlichen Segmenten desselben an. Bei manchen Tieren bleibt zwischen dem caudalen Ende der Vorniere und der Urniere ein kanälchenfreier Körperabschnitt bestehen, bei anderen ist ein solcher nicht zu konstatieren, oder das craniale Ende der Urniere greift sogar in die Region der Vorniere ein.

Was die zeitliche Differenz des Auftretens beider Organe betrifft, so geht die Vorniere der Urniere um ein bedeutendes vor. Es treten namentlich bei Teleostiern und Amphibien die Urnieren erst auffallend spät auf, bei ersteren z. B. erst am 70. Tage (nach der Befruchtung), also nach dem Ausschlüpfen.

Der Ausbildungsgrad der Vorniere bei verschiedenen Gattungen ist ausserordentlich verschieden. Indem z. B. dieselbe bei Selachiern auf einem völlig rudimentären Stadium verbleibt und wohl nie in Funktion tritt, ist sie ein ziemlich ansehnliches Organ bei Teleostiern und Amphibien. Bei Myxinoiden ist die Vorniere, soweit ersichtlich, sogar das ein-

zige über die ganze Körperlänge ausgedehnte, zeitlebens persistierende Organ. Die Vornieren der Amnioten sind ganz rudimentärer Natur, bei Säugern und namentlich beim Menschen werden nur Spuren derselben nachgewiesen (Taf. 32, Fig. 2). Auch in den Fällen, wo die Vorniere vorübergehend zur hohen Ausbildung und Funktion gelangt, ist ihre mehr oder weniger vollständige Rückbildung nach der Ausbilbildung der Urniere eine durchgehende Regel.

Die aus jedem Segment zur Ausbildung gelangenden Abschnitte der Vor- oder Urnieren zeigen zunächst den Harnapparat in seiner denkbar einfachsten Gestalt. Es sind an demselben drei Abschnitte zu unterscheiden: Ein filtratorischer Apparat, der Glomerulus; ein sekretorischer Abschnitt, das Hauptkanälchen (Segmentalkanälchen); der eigentliche ableitende Apparat, der Harnleiter (Taf. 33, Fig. 3 u. Taf. 32, Fig. 1); der sekretorische Apparat dient aber auch gleichzeitig zur Durchleitung, vielleicht auch Weiterverarbeitung des Filtrates. Letzteres gelangt in das Hauptkanälchen durch ein Nephrostom, welches als äusseres sich trichterförmig in die Leibeshöhle eröffnet (Taf. 32, Fig. 1, Abb. 149), oder als inneres von dem Hauptkanälchen in die Ampulle des Filtrationsapparates führt.

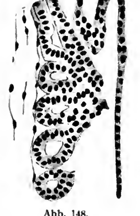


Abb. 148.

Horizontalschnitt durch die erste Anlage der Vorniere eines Selachierembryo. Die Fortsätze von vier Segmentalkanälchen verbinden sich zu einem gemeinsamen, später caudalwärts auswachsenden Vornierengang (nach Rabl).

Die ersten Anlagen der Vornieren lassen sich in ziemlich übereinstimmender Weise bei den meisten Wirbeltieren bis in ein Entwickelungsstadium zurückverfolgen, wo der Ursegmentstiel deutlich zu werden beginnt, sich jedoch von dem Somiten noch nicht ab-

schnürt. Man sieht in der Gegend mehrerer vorderer Rumpfsegmente von dem äusseren Blatt der Seitenplatten ausgehende, solide oder leicht ausgehöhlte Wülste oder Knospen vortreten (Taf. 13 u. Abb. 149). Indem diese Knospen nach aussen auswachsen und gleichzeitig ihre Spitzen caudalwärts richten, gelangen letztere der benachbarten Segmente zur Verschmelzung und liefern einen längsverlaufenden Zellstrang, welcher sich später aushöhlt und zum primären Harnleiter wird. Das caudale Ende der letzten Vorniereausstülpung (oder des daraus entstehenden sogen. Hauptkanälchen) läuft frei unter dem Ektoderm in caudaler Richtung und gelangt durch Eigenwachstum allmählich über den ganzen Rumpf bis in die Gegend der Cloake. In der Gegend der später auftretenden Anlage der Urniere nimmt der Harnleiter (hier Wolffscher Gang genannt) die Segmentalkanälchen in sich auf.

Abb. 149.
Plastisches Bild eines Abschnittes aus einem Hühnchenembryo (schematisch). Das Ektoderm entfernt, Ansicht von oben und von dem Querschnitte. Ch = Chorda; M = Medullarröhre; Sm = Somit; So = Somatopleura; Sp = Splanchnopleura; Vt = Vornierentrichter mit caudalwärts gerichteter Spitze (nach Felix mit einigen Aenderungen).

Indem die zunächst noch solide segmentale Vornierensprosse eine Höhlung und epitheliale Anordnung ihrer Zellelemente erlangen, werden sie, bei gleichzeitiger Längenzunahme, zu mehr oder weniger stark geschlängelten Kanälchen. Bleibt der Zusammenhang derselben mit der Seitenplatte bestehen, so breitet sich das immer weiter werdende Lumen auch auf den Anfangsstiel des Kanälchens aus: es entsteht eine trichterförmige Oeffnung des

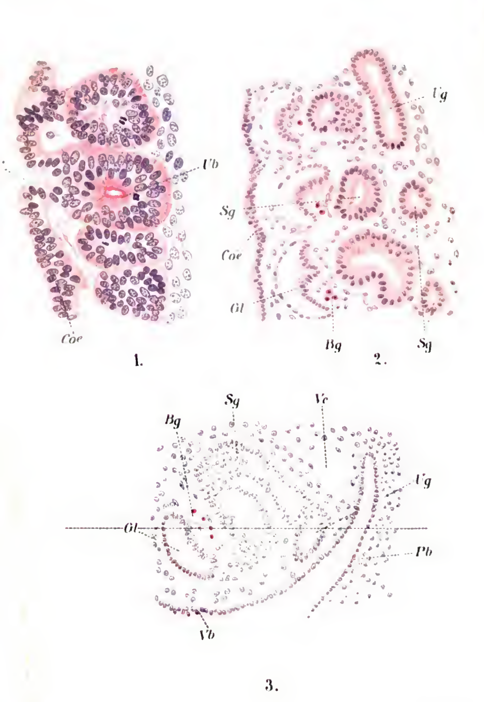
Tab. 33.

Fig. 1. Einige Urinierenbläschen vom gleichen Stadium mit 2 der Taf. 32. Zu beachten ist die trichterförmige Verbindung der Bläschen mit dem Epithel der Leibeshöhle.

Fig. 2 u. 3. Längsschnitt und Querschnitt durch die Urniere des Kaninchens, älteres Stadium (ca. 3 mm Körperlänge). Aus den annähernd kubischen Urnierenbläschen des Stadiums Fig. 1 ist durch Längenwachstum ein langer S-förmig gekrümmter Kanal entstanden, an welchem die typische Differenzierung in das mediale Anfangsstück — die Glomerulusanlage und das eigentliche Hauptkanälchen, zu erkennen ist. Im Horizontalschnitt (Fig. 2) ist die gekrümmte Anlage samt dem sich demselben anschliessenden Urnierengang dreimal getroffen Das Endstück, der zukünftige Glomerulus, besitzt eine dünnwandige und eine dickwandige Seite. Das einwuchernde Blutgefäss lässt bereits in denselben das äussere und das innere Blatt der Bowmanschen Kapsel erkennen. In Fig. 3 ist das Hauptkanälchen in den anliegenden Urnierengang noch nicht durchgebrochen. Bg = Blutgefässe, Coe = Coelomwand, Gl = Glomerulusanlage, Sg = Segmentalkanälchen, Tr = Trichter, Pb = Somatopleura, Vb = Splanchnopleura, Ub = Urnierenbläschen, Ug = Urnierengang. Der horizontale Strich in Fig. 3 gibt die Schnittrichtung der Fig. 2 an.

Vornierenkanälchens in die Leibeshöhle, ein (äusseres, vgl. vorige Seite) Nephrostom. Es kommen dieselben in Zwei- oder Dreizahl in besonders schöner Weise zur Ausbildung bei Amphibien (Taf. 32, Fig. 1). Die Nephrostome vermitteln den Zusammenhang der sekretorischen und ableitenden Abschnitte mit dem Filtrationsapparat der Vorniere. Derselbe wird in der Mehrzahl der Fälle als ein sogenannter äusserer Glomerulus (einheitliches oder segmentales Gebilde), ein Gefässknäuel in der Nähe der Aorta angelegt und vom vorgestülpten Splanchnopleura überzogen.

Die Entwickelung der Urniere zeigt in mancher Hinsicht nicht unbedeutende Analogien mit derjenigen der Vorniere, vor allem was den Mutterboden für die Entwickelung betrifft. Auch lässt ihre Zu-


Ub
Coe
1.
Ug
Sg
Coe
Gl
Bg
Sg
2.
Sg
Vc
Bg
Ug
Gl
Pb
Vb
3.

sammensetzung aus segmental entstandenen Hauptkanälchen, den daran sich anschliessenden Glomeruli und dem längsverlaufenden Harnleiter sie gewissermassen als Fortsetzung der Vorniere erscheinen.

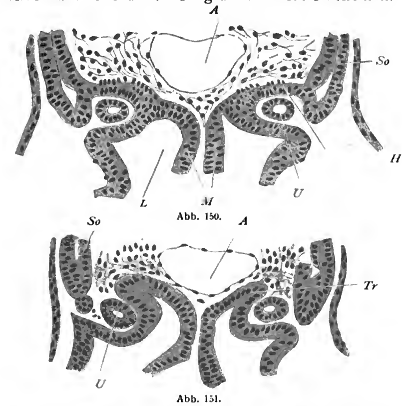


Abb. 150.

Abb. 151.

Zwei Entwicklungsstadien der Urnierenkanälchen bei einem Selachierembryo (Pristiurus). Jn Abb. 150 Somit und Seitenplatte durch das Halsstück mit einander verbunden. Abb. 151 Ablösung der Somiten, die Halsstücke in Urnierentrichter umgewandelt. A = Aorta; H = Halsstück; L = Leibeshöhle; M = Mesenterium; U = Urnierengang; So = Somit; Tr. = Trichter (nach Rabl).

Die Entstehung der Hauptkanälchen aus den Ursegmentstielen prägt der Urniere, in ihrer ursprünglichen Form, einen segmentalen Charakter auf, welcher jedoch durch verschiedene sekundär hinzutretende Momente bedeutend verwischt werden

kann. Es ist zunächst zu verzeichnen, dass bei zahlreichen Gattungen die Urnierenkanälchen aus dem nephrogenen Gewebe durch das Zwischenstadium allseitig geschlossener Bläschen entstehen. Wenn dieselben sogar segmental angelegt werden, so kommt es nachträglich häufig zu einer bedeutenden Nachbildung neuer Kanälchen, die sich den bereits vorhandenen anschliessen, wodurch schliesslich mehrere Bläschen auf ein Segment entfallen.



Abb. 152.
Plastisches Modell der Urnierenbläschen vom Ektoderm aus betrachtet (Selachierembryo). Die Segmentalbläschen (S) (aus den Halsstücken hervorgegangen) stehen in Verbindung mit der Leibeshöhle (Tr) und sind auch in den Urnierengang (Ug) durchgebrochen. Sm Somatopleura.

Das klassische Objekt für die Untersuchung der Entstehung der Urniere sind die Selachierembryonen geworden, da dieselben am deutlichsten und unmittelbarsten die Entstehung der Hauptkanälchen aus dem Ursegmentstiel aufweisen und dadurch eine einheitliche Deutung der etwas modifizierten Entstehungsbilder bei anderen Wirbeltieren ermöglichen.

Auf einem Querschnitt durch die Rumpfregion eines Selachierembryo mit ca. 75 Ursegmenten sieht man, dass der aus der Vorniere entstandene recht ansehnlich gewordene primäre Harnleiter durch selbständiges Wachstum sehr weit nach hinten weitergewachsen ist. Indem andererseits die Somiten infolge bedeutender Längenzunahme ventralwärts wachsen, wird der Ursegmentstiel lateralwärts umgebogen und umgeht den Harnleiter dorsalwärts (Abb. 150). Nachdem nun die Ablösung der Somiten vollzogen ist, verbleiben die Ursegment-

stiele als schnabelartige, trichterförmige, mit der Leibeshöhle kommunizierende Kanäle und liefern die streng segmentalen Anlagen für die Urnierenkanälchen. Die Schnabelenden legen sich dem Harnleiter an, verschmelzen mit demselben und brechen schliesslich in dessen Lumen durch (Abb. 152). Aus einem bestimmten Bezirke des an Länge rasch zunehmenden Kanals entsteht als Auftreibung ein Urnierenbläschen, welches durch einen Gefässknäuel eingestülpt das Malpighische Körperchen liefert.

Mit Ausnahme der Selachier treten bei den übrigen Anamniern die ersten Andeutungen der Urniere erst sehr spät auf, nachdem der Zusammenhang der Somiten mit den Seitenplatten längst gelöst und der Ursegmentstiel mesenchymatös aufgelöst ist. Die Ableitung der Segmentalkanäle aus dem Material der letzteren lässt sich daher nur mittelbar erschliessen, ebenso, wie die nephrostomale Verbindung der gebildeten Kanäle mit der Leibeshöhle erst als ein sekundärer Vorgang auftritt.

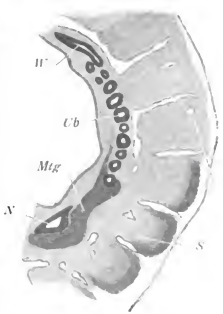


Abb. 153.

Sagittalschnitt durch einen Kaninchenembryo. Die Urniere der Länge nach getroffen. W = Wolff'scher Gang; Ub = Urnierenbläschen; N = Ausstülpung des Wolff'schen Ganges — erste Andeutung der Nachniere; Mtg = Metanephrogenes Gewebe; S = Somiten (nach Schreiner aus Felix).

Die Urnierenanlagen der Amnioten zeigen dagegen in vielen Fällen einen viel unmittelbareren Zusammenhang mit dem epithelialen Zustande des Ursegmentstieles.

Tab. 84.

Fig. 1. Schnitt durch Anlage der bleibenden Niere eines Schafembryo (ca. 1,5 cm Länge). Das noch kanalartige Nierenbecken mit einem Nierenkelch getroffen. Einige frühe Anlagen der Glomeruli.

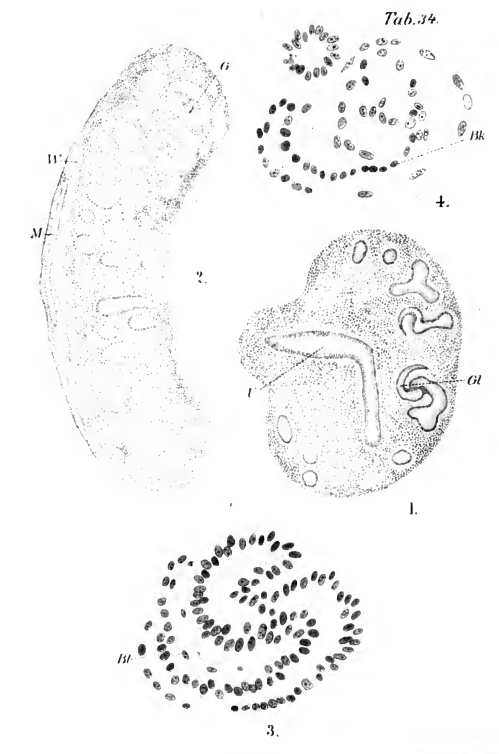
Fig. 2. Längsschnitt durch die Vorniere vom gleichen Embryo. Der Wolffsche Gang der Länge nach getroffen. Parallel mit demselben, blind endigend, der noch kurze Müllersche Gang.

Fig. 3 u. 4. Zwei Entwickelungsstadien des Glomerulus der bleibenden Niere (Kaninchen). Fig. 3' Im S-förmig gekrümmten Stadium ist das tiefe Hineinwuchern der Blutgefässe und die beginnende Abflachung eines Teiles des Epithels erkennbar.

Fig. 4. Aelteres Stadium, zeigt schon die Grundzüge des ausgebildeten Glomerulus, lässt aber auch gleichzeitig erkennen, dass die Umwandlung des Stadiums 3 durch lebhafte Wucherung der Gefässchlinge verursacht wurde. An der verschiedenen Dicke des Epithels sind noch die verschiedenen Bezirke des Glomerulus im Stadium 3 zu erkennen.

Bl = Blutgefäss, Bk = Bowmansche Kapsel, Gl = Glomerulus, M = Müllerscher Gang, U = Nierenbecken, W = Wolffscher Gang.

Es tritt dieses Verhalten mit grosser Deutlichkeit in den cranialwärts gelegenen Segmenten der Vogelembryonen auf, bei welchen der Ursegmentstiel, allerdings ohne ausgesprochenes Lumen, seinen Zusammenhang mit der Seitenplatte bewahrt und unmittelbar die Urnierenkanälchenanlage liefert (Taf. 14, Fig. 1 (s). Der allgemeinere, namentlich auch für die Säuger geltende Modus ist allerdings die Entstehung der Urnierenkanäle aus dem völlig ungegliederten, mesenchymatösen nephrogenen Gewebestrang. Letzterer gliedert sich zunächst streng segmental in einzelne Abschnitte, welche durch entsprechende Zentrierung ihrer Zellen sich in kugelige, vollständig abgeschlossene Urnierenbläschen verwandeln. Die Urnierenbläschen liefern durch entsprechendes Längenwachstum und Umformungen die Anlagen der Hauptkanälchen und der Bowmanschen Kapsel; aus letzterer entsteht die Anlage des Mal-


G
W
M
2.
Bk
4.
l
Gl
1.
Bl
3.

pighischen Körperchens durch Einwucherung eines Glomerulus (in diesem Fall eines „inneren). Die erste Anlage desselben erinnert allerdings nur sehr entfernt an seine definitive kugelförmige Gestalt, ist vielmehr ganz flach und kann am ehesten der Form nach mit einem flachen Löffel verglichen werden.

Der segmentale Charakter der Urnierenanlage der Amnioten wird frühzeitig durch Nachbildung neuer Kanälchen als Sprossen der alten, verwischt. Im Gegensatz zu den Anamniern, bei welchen die Nephrostome zuweilen noch sekundär hervorbrechen, besteht bei den Amnioten auf keinem Entwickelungsstadium ein tatsächlicher Zusammenhang mit dem Coelom. Durch neu hinzukommende Kanäle und namentlich durch bedeutende Schlängelung und Längenwachstum der bereits vorhandenen bildet sich die Urniere der Amnioten zu einem ansehnlichen, in die Leibeshöhle weit hineinragenden Organ, welches sich der Länge nach über den ganzen embryonalen Körper erstreckt. Auf einem Querschnitt kann man sich überzeugen, dass der Harnleiter (der Wolffsche Gang) an der lateralsten Ecke desselben, die Glomeruli, in der medialen Hälfte verlaufen. Als rein foetales Harnorgan erfährt die Urniere der Amnioten in der späteren Periode des Foetallebens Rückbildungs- resp. Umbildungsvorgänge, welche im nächsten Abschnitte zu schildern sind.

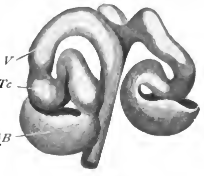


Abb. 154.

Modell zweier sich entwickelnden Harnkanälchen der Nachniere. B = Bowmansche Kapsel; Tc = in Entwickelung begriffener Tubulus contortus; V = Verbindungsstück (nach Stoerk, aus Felix).

Entwickelung der bleibenden Niere.

In der Entwickelung der bleibenden Niere der Amnioten werden einige Punkte noch immer umstritten, obwohl der Tatbestand durch die Untersuchungen der letzten Jahre als definitiv entschieden gelten kann. Die erste Anlage des Metanephros ist als eine dorsal-cranialwärts gerichtete fingerförmige Vorstülpung im Hinterteile des primären Harnleiters wahrzunehmen. Durch weiteres cranialwärts gerichtetes Wachstum gelangt dieser als sekundärer Harnleiter (Ureter) zu bezeichnender blind endigender Kanal in die Gegend der späteren definitiven Niere, wo er sehr frühzeitig von dichtem Mesenchymgewebe umgeben wird (Abb. 153 u. 156), in welchem die äussere Konfiguration der Niere sich sehr frühzeitig markiert. Das blinde Ende der Nierenanlage erweitert sich nun blasenförmig und treibt eine bestimmte Anzahl hohler Sprossen in das umgebende Mesenchym. Von diesen primären Sprossen aus lassen sich mehrere Generationen weiterer Sprossen verfolgen, wodurch ein Komplex weiterer und engerer Kanäle entsteht. Es ist nun sicher festgestellt, dass aus der

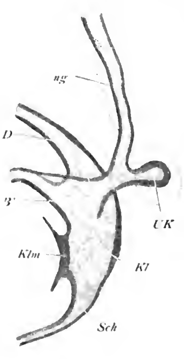


Abb. 155.

Prolilansicht der Kloake und Anlage der Nachniere eines Kaninchenembryo. Bl = Harnblase; D = Darm; Kl=Kloake; Klm=Kloakenmembran; ng = nephrogener Gewebsstrang; Scb = Schwanzdarm; Uk = Ureterknospe (nach Schreiner, aus Felix).

blasenförmigen Erweitung des Ureters das Nierenbecken, aus den primären Sprossen die Nierenkelche, aus weiteren Sprossen das Gesamtsystem der Sammelröhren der bleibenden Niere entsteht. Die strittige Frage bezieht sich auf die Entstehungsweise des eigentlichen sekretorischen Epithels der Niere, sowie des filtratorischen Apparates. Indem die älteren Forscher sich zugunsten der unitären Entstehung des Gesamtparenchyms der Niere aussprachen, d. h. durch weitere Sprossung der erwähnten Röhren auch die noch fehlenden Abschnitte entstehen liessen, spricht die neuere Forschung entschieden zugunsten der zweiten Alternative — der Entstehung des sekretorischen und filtratorischen Apparates aus dem oben erwähnten Mesenchym, welches somit ein metanephrogenes Gewebe und dem nephrogenen Gewebe der Urniere vollständig gleichzustellen wäre. Die Herkunft des ersteren wäre allerdings noch nicht genügend aufgeklärt. Was die einzelnen Umwandlungsstadien desselben in epitheliale Kanäle und Glomeruli betrifft, so kann man auf ziemlich frühen Stadien dicht unterhalb der Oberfläche der embryonalen Niere T-förmige Kanäle erkennen, welche aus dem nephrogenen Gewebe abgeleitet werden (vergl. Taf. 34, Fig. 1 u. Taf. 35). Auf noch früheren Stadien findet man an Stelle dieser epithelialen Gebilde mehr weniger scharf umschriebene dichte Gewebsknospen, welche die blinden Enden der Hohlsprossen des

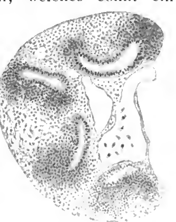


Abb. 156.
Querschnitt durch die Anlage der bleibenden Niere des Hühnchens: Die blind endenden Sprossen des Nierenkelches von dichten Massen des metanephrogenen Gewebes umgeben.

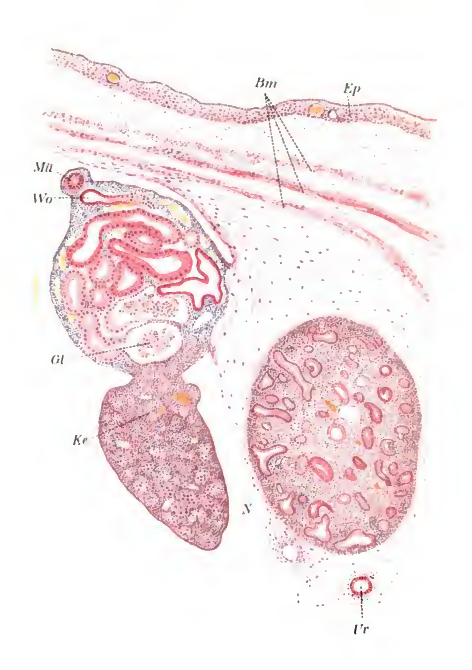
Tab. 85.

Querschnitt durch den Rumpf eines 2 cm langen Kaninchenembryo. Ein Teil der Bauchwand, die Urniere mit der Geschlechtsdrüse und die bleibende Niere dargestellt. In der Keimdrüse (Hodenanlage) sind ziemlich scharf (in der Figur etwas übertrieben) abgegrenzte Anlagen der Samenkanälchen erkennbar. Bm = Bauchmuskulatur, Ep = Epidermis, Ke = Keimdrüse, M = Müllerscher Gang, N = Niere, Ur = Ureter, Wo = Wolffscher Gang.

Nierenbeckens umgehend (Abb. 156), sich allmählich in epitheliale Gebilde, und zwar zunächst in Epithelkugeln, dann in länglich gezogene Kanäle usw. umwandeln. Die beiden Enden des horizontalen T-Schenkels endigen blind und zeigen dieselbe flachlöffelförmige Krümmung, wie sie auch für das erste Entwickelungsstadium der Malpighischen Körperchen der Urniere als typisch gefunden war (Abb. 154). Durch bedeutende Längenzunahme und Schlängelung der horizontalen T-Schenkel soll dann das ganze sekretorische Parenchym der bleibenden Niere entstehen. Die Umwandlungen der löffelförmigen Anlagen der Malpighischen Körperchen zu definitiven Gebilden lassen sich aus der Taf. 34, Fig. 3 und 4 erkennen.

Ausführungswege der Harnapparate.

Die Ausführungswege des Harnapparates und die Harnblase hängen in ihrer Entstehung mit dem Endstück des Darmrohres zusammen. Indem schon frühzeitig die frei caudalwärts zwischen Ektoderm und Darmrohr wachsenden Wolffschen (Urnieren-) Gänge mit der Wand des Endstückes des Enddarmes verwachsen und in das Lumen des letzteren durchbrechen, erweitert sich das Endstück des Enddarmes zu einer ampullenartigen Kloake, welche von der Körperoberfläche durch eine aus Entoderm und Ektoderm bestehende Kloakenmembran getrennt wird. Von der ventralen Wand der Kloake zieht der Allantoisstiel, welcher in seinem proximalsten Teil in


Bm
Ep
Mü
Wo
Gl
Ke
N
Ur

die Harnblase miteinbezogen wird (Taf. 18, Fig. 1) und als Blasennabelgang oder Urachus, bei fertigen Foeten als Ligamentum vesico-umbilicale persistiert.

Durch zwei frontal gestellte, von links und rechts sich in das Kloakenlumen vorschiebende „Urorectalfalten“ wird die Kloake in eine dorsale Hälfte — den als Mastdarm verbleibenden Abschnitt — und eine ventrale, blasenartige Auftreibung, die Anlage der Harnblase, geschieden.

Die Mündungen der primären Harnleiter werden dabei dem ventralen Abschnitte der Kloake zugeteilt. Das definitive Verhalten der primären Harnleiter, der späteren Ductus ejaculatorii, und der Ureteren zur Harnblasenwand wird durch folgende Vorgänge erreicht: Der zwischen Harnblase und Uretereinmündung gelegene Endabschnitt der Wolffschen Gänge erweitert sich kolbenförmig immer mehr und mehr (Abb. 157) und wird schliesslich in die Wand der Harnblase völlig einbezogen, wodurch die getrennte Mündung der primären Harnleiter und der Ureteren in der Harnblase zustande kommt. Durch ausgiebiges und lokalisiertes Wachstum des zwischen beiden Mündungen gelegenen Wandabschnittes der Blase wird die Mündungsstelle des Ureters ihrer definitiven Lage

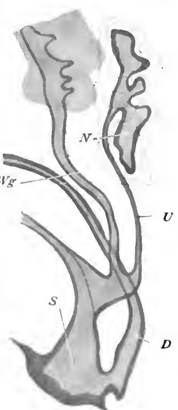


Abb. 157.

Profilkonstruktion d. Nachnierenanlage eines Kaninchenembryo (älteres Stadium). D = Darm; N = Nachniere; S = Sinus urogenitalis; Wg = Wolff'scher Gang; U = Ureter (nach Schreiner, aus Felix).

entsprechend dorsalwärts verschoben, während die Mündung des primären Harnleiters bei der definitiven Ausgestaltung der Harnblase und der Harnröhre in den sog. Sinus urogenitalis (s. u.) zu liegen kommt.

Entwickelung der Geschlechtsorgane.

Es wurde bereits im Kapitel I geschildert, wie weit zurück das erste Auftreten von Zellen im Embryo verfolgbar ist, welche durch ihre Grösse, Kernverhältnisse usw. als zukünftige Geschlechtszellen, sogenannte Urkeimzellen, sicher zu diagnostizieren sind. Zahlreiche Untersuchungsergebnisse weisen mit ziemlicher Sicherheit auf sehr ausgedehnte Migrationen dieser Urkeimzellen im Organismus von ihren Ursprungsstätten in andere Körperregionen, welche zu ihrer Aufnahme und Weiterentwickelung bestimmt sind, mit anderen Worten, zu Keimdrüsenanlagen werden. In besonders lehrreicher Weise lassen sich diese Migrationen unter den Wirbeltieren bei Selachiern verfolgen. Man kann das erste sichere Auftreten der Geschlechtszellen auf einem Stadium nachweisen, welches der Abschnürung der Somiten von den Seitenplatten vorangeht. Man findet hier häufig in dem Hals- oder Verbindungsstück, welches ja von Bedeutung auch für die Nierenbildung wird, zerstreute, grosse kugelige, mit Dotterplättchen gefüllte Zellen, welche sich mit Sicherheit als Geschlechtszellen erkennen lassen. Inwieweit jedoch das Halsstück (auch Gononephrotom benannt) als wirklicher Mutterboden für die Geschlechtszellen und nicht vielmehr als bereits sekundärer Aufenthaltsort für dieselben angesehen werden kann, ist noch unentschieden. Nach Abschnürung des Halsstückes vom Somiten sammelt sich die Mehrzahl der Geschlechtszellen in einer median von dem Nephrotom gelegenen leicht vorspringenden Leiste der Coelomwand: die Geschlechtszellen werden dem eigentlichen autoch-

tonen Coelomepithel eingegliedert, von den Zellen desselben zum Teil kranzartig umgeben usw. Die „Geschlechtsleiste", welche abgesehen von diesem eigentümlichen, mit Geschlechtszellen untermischten „Keimepithel" eine Polsterung aus Mesenchymzellen erhält, ist die erste, zunächst noch indifferente Keimdrüsenanlage. Abgesehen von der Geschlechtsleiste finden sich jedoch bei Selachiern auf dem betreffenden Stadium zerstreute Geschlechtszellen im Coelomepithel auch lateralwärts von dem Nephrotom und auch im Mesenterium, somit in Körperstellen, in welchen sie weder zur weiteren Ausbildung noch zur Verwertung kommen und entweder zugrunde gehen oder durch nachträgliche Migration schliesslich in die Keimdrüsenanlage gelangen.

Diese bei Selachiern so klaren Verhältnisse der ersten Entstehung der Keimdrüsen finden sich zwar prinzipiell bei den übrigen Wirbeltieren wieder, jedoch unter Verhältnissen, welche die ersten Urkeimzellen erst innerhalb des Keimepithels der deutlich ausgesprochenen Geschlechtsleiste erkennen lassen, ohne dass man imstande wäre, über ihre Vorgeschichte im embryonalen Körper irgend einen Aufschluss zu erlangen. Die Geschlechtsleiste läuft als gleich dicker Wall in grosser Ausdehnung an der medialen Seite der Urniere in der Länge mehrerer Körpersegmente. Im mesenchymatösen Stroma desselben finden sich schon frühzeitig einzelne Urkeimzellen zerstreut vor, deren Herkunft aus dem Keimepithel mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann. Von nun an schlägt die Entwickelung der Keimdrüsen in den beiden Geschlechtern verschiedene Wege ein. Bei der Entstehung des Eierstockes finden von dem Keimepithel fortgesetzte Wucherungen seiner Elemente in das mesenchymatöse Stroma des jungen Organes statt. Es entsteht dadurch zunächst in der Tiefe des Organes ein Netz sich durchflechtender Zellstränge, das Rete ovarii,

Tab. 86.

Fig. 1. Querschnitt durch die Anlage des Urogenitalsystems eines Selachierembryo. Dargestellt das Mesenterium mit einem Teil der Darmwand und die angrenzenden Abschnitte der Leibeswand. Die Anlage der Urniere besteht aus dem Urnierengang und den Segmentalkanälchen, welche aus den Halsstücken (vgl. S. 245, Abb. 150, 151) entstehen. Nach Abschnürung von den Somiten bleiben die Segmentalkanälchen in trichterförmiger Kommunikation mit der Leibeshöhle. Die Anlage der Keimdrüse besteht aus einer leicht vorspringenden Keimleiste mit eingestreuten, an ihrer Grösse und Dottergehalt erkennbaren Urkeimzellen. Zu beachten sind die häufigen Befunde von versprengten Keimzellen (vgl. S. 255), welche in dieser Lage nicht zur Verwertung für die Keimdrüse gelangen können. Es deutet diese Tatsache auf die Migrationsfähigkeit der Keimzellen.

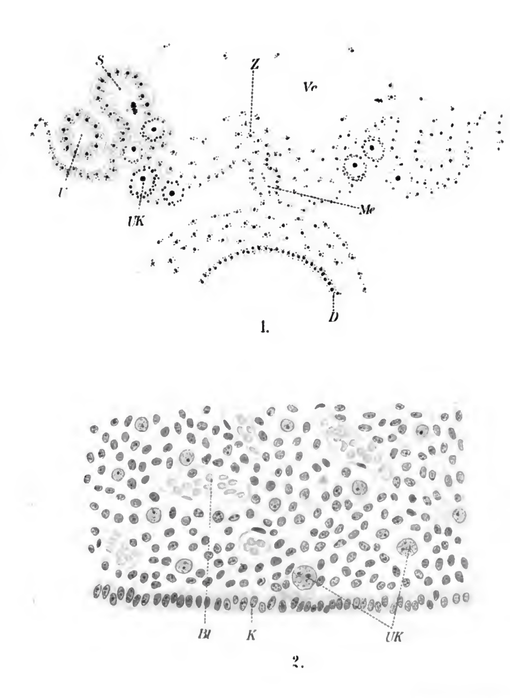
Fig. 2. Schnitt durch den Hoden eines Kaninchenembryo von ca. 1,5 cm Länge. Einzelne Ursamenzellen liegen zwischen indifferenten Follicularzellen verstreut.

Fig. 1. V. c. = V. cardinales, D = Darm, Me = Mesenterium, U = Urnierengang, Uk = Urkeimzellen, Se = Segmentkanal, Z = Zwischennierenanlage.

Fig. 2. Bg = Blutgefäss, K = Keimepithel, Uk = Urkeimzelle.

---

von welchen andere Zellenstränge, sogenannte Markstränge, gegen die Oberfläche des Ovars hin verlaufen. Durch fortgesetzte Wucherungen des Keimepithels dringen schliesslich in die äussere, sogenannte Rindenzone des Ovars grössere und kleinere Zellballen ein, in welchen man mit Sicherheit die zwei Arten von Zellen, Urkeimzellen und indifferente Zellen des Coelomepithels unterscheiden kann. Letztere werden von nun an als Follikularzellen bezeichnet, da sie in immer grösserer Zahl die Ureier von allen Seiten umhüllend, schliesslich um jedes herum eine vollständig geschlossene Umscheidung bilden und dadurch junge Follikel entstehen lassen. Durch eindringende Bindegewebszüge werden die grösseren Zellballen in immer kleinere Zellenkomplexe zerteilt, bis schliesslich die Ureier, jedes von einem einschichtigen Follikelzellenkranz umgeben,


S
Z
Vc
U
UK
Me
D
1.
Bl
K
UK
2.

vereinzelt oder in Gruppen im Stroma der Geschlechtsrinde verteilt werden.

Die Abstammung des Rete ovarii und der Markstränge, sowie ihre Beteiligung bei der Oogenese schliessen noch einige strittige Punkte ein, die um so mehr von Interesse sind, als nach einigen Autoren nicht das Keimepithel, sondern epitheliale Schläuche, welche von der benachbarten Urniere einwandern, daran beteiligt sein sollen. Wenn letzteres zum Teil auch zutrifft, und auch noch im erwachsenen Zustande im Hilus ovarii aus der Urniere stammende Epoophoronschläuche nachweisbar sind, so ist die Beteiligung des Zellmaterials aus der Urniere an der Oogenese aus vielen Gründen sehr zweifelhaft.

Die Entwickelung des Hodens aus der indifferenten Keimdrüsenanlage bedarf noch in vielen Punkten weiterer Aufklärung. Innerhalb des zellenreichen Stroma der jungen Drüse mit zahlreichen darin eingestreuten, aus dem Keimepithel eingewanderten Ursamenzellen (Taf. 36) zeichnen sich immer schärfer und schärfer durch Bindegewebszüge abgegrenzte gewundene Zellenschläuche hervor, welche unschwer als zukünftige Tubuli seminiferi angesehen werden können. Indem diese Zellstränge an Länge zunehmen, vielfache Anastomosen bilden, sich von einer deutlichen bindegewebigen Tunica umgeben und annähernd radiär gegen den Hilus des Hodens stellen, ändert sich auch gleichzeitig der Charakter der dieselben zusammensetzenden Zellen, indem die grossen bis dahin deutlich unterscheidbaren Ursamenzellen von den übrigen nicht mehr auseinandergehalten werden können und somit die direkte Abstammung der später auftretenden Samenzellen aus denselben nicht mit Sicherheit konstatiert werden kann.

Inwiefern nun von der Urniere einwuchernde Zellstränge an der Bildung der Hodenstränge beteiligt sind, ist noch immer Gegenstand vieler Kontroversen. Die Beteiligung der Urniere an dem Aufbau

des Hodens kann mit um so mehr Wahrscheinlichkeit angenommen werden, als die Entstehung der samenableitenden Abschnitte des Hodens (Tubuli recti und Rete Halleri) und des ganzen Nebenhodens aus der Urniere ausser jedem Zweifel steht. Sollten somit die samenbereitenden Kanäle in ihrer Herkunft den geraden Kanälen ganz fremd stehen, so müsste eine Verbindung beider erst sekundär entstehen.

Die Ausbildung der übrigen Bestandteile der Geschlechtsorgane ist in innigster Weise mit den Umwandlungsvorgängen der Urniere verknüpft. Bereits auf dem Stadium der geschlechtlich indifferenten Keimdrüse legt sich in nächster Nachbarschaft zum Urnierengang (Wolffscher Gang) und vielleicht zum Teil in Abhängigkeit von demselben, ein zweiter epithelialer Kanal an, welcher vom cranialen Ende der Urniere beginnend caudalwärts vordringt und als Müllerscher Gang bezeichnet wird (Taf. 34, Fig. 2). Der Müllersche Gang legt sich zuerst als eine nach innen gerichtete Falte des Coelomepithels am cranialen Ende der Urniere an. Der sich einfaltende Abschnitt des Epithels wird dabei im Gegensatz zum benachbarten flachen, zylindrisch (Abb. 159). Indem das cranialste Ende der Falte dauernd trichterförmig mit der Coelomhöhle in Verbindung bleibt, schnürt sich der übrige Abschnitt desselben von dem Coelom definitiv ab und wächst als anfangs solider Zellzapfen, dann als hohler Kanal der lateralen Fläche der Urniere entlang, parallel dem Wolffschen Gang caudalwärts, in der Richtung der Kloake. Caudalwärts vom hinteren Ende des Urnierenkörpers erzeugen die beiden dicht unter dem Peritoneum verlaufenden Kanäle eine als Plica urogenitalis bezeichnete Vortreibung desselben (Taf. 31). In die Nähe des erweiterten Abschnittes des Enddarmes, der Kloake, angelangt, vereinigen sich die beiden Kanäle beider Seiten zu einem gemeinsamen Genitalstrang, wobei die Müllerschen Gänge ihre

ursprüngliche laterale Lage verlassen und, um die Wolffschen Gänge umbiegend, sich medial zwischen dieselben legen. Die caudalsten Enden der vereinigten Gänge verschmelzen nun mit der Wand des Enddarmes und brechen schliesslich in den ventralen Abschnitt der Kloake, den Sinus urogenitalis, durch. In den weiteren Schicksalen der Urniere mit dem

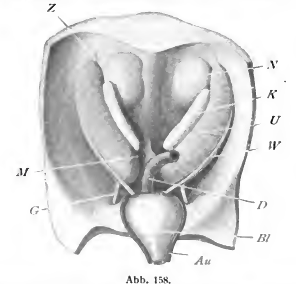


Abb. 158.

Urogenitalorgane eines Kaninchenembryo von 2 cm Länge. Au = Art. umbilicales; Bl = Blase; D = Darm; G = Gubernaculum Hunteri; K = Keimdrüse; M = Mesovarium (resp. Mesorchium [der Bezeichnungsstrich zu weit medianwärts gezogen]); N = Nachniere; W = Wolff'scher Gang; U = Urniere; Z = Zwerchfellband der Urniere.

Wolffschen und Müllerschen Gang gehen die Wege der beiden Geschlechter auseinander. Der cranialste Abschnitt der Urniere, welcher als Geschlechtsteil derselben unterschieden wird, persistiert beim männlichen Geschlecht, indem er vorher wichtige Umwandlungen eingeht. Der filtratorische Teil des Urnierenapparates, die Glomeruli, veröden und verschwinden vollständig (Taf. 37). Die epithelialen Gänge der Urniere nehmen dagegen an Länge bedeutend zu, wachsen, wie bereits oben hervorgehoben,

Tab. 37.

Querschnitt durch die Anlage des Hodens und Nebenhodens eines Rindsembryo von ca. 4 cm Länge. Der Hoden besteht aus einem ziemlich deutlich zentrierten Netzwerk solider Zellstränge, der zukünftigen Tubuli seminiferi. Die Zellen derselben sind von vollständig indifferentem Charakter und lassen die auf den früheren Stadien hervorstechenden Ursamenzellen nicht mehr erkennen. An dem voluminösen Nebenhoden ist seine Abstammung von der Urniere noch deutlich zu erkennen. An der dem Hoden zugekehrten Seite sind einige degenerierende Glomeruli zu erkennen, ausserdem ist auch der enge Müllersche Gang sichtbar.

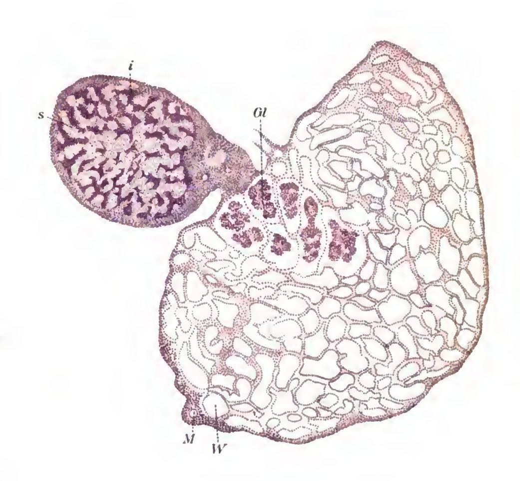
Gl = Glomerulus, i = interstitielle Stränge, M = Müllerscher Gang, W = Wolffscher Gang, S = Samenstränge.

---

in die benachbarte Hodenanlage hinein und liefern die Canaliculi recti, das Rete testis und die Coni vasculosi. Indem somit der Kopf des Nebenhodens von der cranialen Partie des Urnierenkörpers geliefert wird, bleiben von den mehr caudalwärts gelegenen Teilen derselben nur unbedeutende Rudimente, als die Vasa aberrantia, das Giraldésche Organ erhalten. Der Urnierengang selbst nimmt dagegen an Umfang und Länge bedeutend zu, bildet zahlreiche Schlängelungen und liefert den Körper und den Schwanz des Nebenhodens und das Vas defferens und efferens.

Im Gegensatz zu diesen wichtigen Bildungen aus der Urniere im männlichen Geschlecht, findet dieses Organ im weiblichen Geschlechte keinerlei Verwendung und schwindet bis auf geringe Rudimente. Aus dem cranialsten Abschnitte erhalten sich einige Segmentalkanälchen als das Epoophoron, aus dem caudalen in analoger Weise das Paroophoron, ein Teil des caudalen Abschnittes des Urnierenganges liefert die rudimentären an den Seiten der Vagina verlaufenden Gartnerschen Kanäle.

Die weiteren Schicksale der Müllerschen Gänge stehen im umgekehrten Verhältnisse zu denjenigen der Urniere mit dem Wolffschen Gang. Beim


i
s
Gl
M
W

männlichen Geschlechte nur in seinem cranialsten Abschnitte, als Hydatide, und seinem caudalsten Abschnitte, als Sinus prostaticus, erhalten, gelangt er im weiblichen Geschlechte zur hohen Ausbildung. Die trichterförmige Kommunikation desselben mit der Leibeshöhle (Abb. 159) bleibt dauernd als Ostium abdominale Tubae erhalten. Die cranialen Abschnitte des Ganges bis zum Genitalstrang finden als Tubae Fallopii Verwertung. Die caudalen Partien endlich liefern durch Verschmelzung der beiderseitigen Hälften die unpaarigen Organe, den Uterus und die Vagina (Abb. 160), wobei der den Uterus liefernde Teil von vorneherein ein Lumen besitzt, die spätere Vagina dagegen eine Zeitlang einen soliden epithelialen Strang darstellt.

Die den Enddarm, den Geschlechtsstrang und die Allantois aufnehmende Kloake bleibt zunächst von der Aussenwelt durch die dünne aus Ekto- und Entoderm bestehende Kloakenmembran (Aftermembran) abgeschlossen. Von aussen betrachtet bleibt die Kloakenmembran kurze Zeit im Niveau der Körperoberfläche, senkt sich aber allmählich grubenartig ein und wird von faltenartigen Erhebungen ihrer Ränder, den Geschlechtsfalten, eingefasst, welche cranialwärts zu einem kleinen „Geschlechtshöcker" verschmelzen.

Ein ringsherum um die Geschlechtsfalten entstehender Hautwall, die Geschlechtswülste, umfassen die ganze Kloake. Innerhalb der durch die Membran abgeschlossenen Kloake gehen unterdessen die bereits oben geschilderten Umwandlungsvorgänge vor sich, durch welche die Kloake in ihren dorsalen Abschnitt, den Mastdarm, und den ventralen, Sinus urogenitalis, durch schirmartige Scheidewände, Plicae urorectales, getrennt wird. Indem diese Scheidewand gegen die Kloakenmembran zu wächst und dieselbe von innen erreicht, erfolgt der Durchbruch der letzteren an zwei gesonderten, durch

den Damm getrennten Stellen, als hintere Oeffnung, der Anus und als vordere — Geschlechtsöffnung, welche sich im Grunde der zwischen den Geschlechtsfalten gelegenen Geschlechtsfurche öffnet. Die Geschlechtssonderung der äusseren Genitalien beginnt auf diesem Stadium: beim Weibe bleibt der Sinus urogenitalis dauernd als Introitus vaginae erhalten. Der Geschlechtshöcker nimmt eine Zeitlang an Grösse zu, bleibt aber frühzeitig in seinem Wachstum zurück und bleibt als Clitoris erhalten. Die Geschlechtswülste



Abb. 159.

Querschnitt durch das craniale Ende der Urniere (Kaninchen von 2 cm Länge); auf einer in die Leibeshöhle vorspringenden Leiste (Urnierenband) — öffnet sich der Müllersche Gang mit einem weiten Trichter (ostium abdominale Tubae-Pavillon) in die Leibeshöhle. N = Anlage der bleibenden Niere; B = Bauchwand.

werden zu Labia majora, die Geschlechtsfalten zu Labia minora. Der Geschlechtshöcker des Mannes nimmt dagegen bedeutend an Grösse und Länge zu, die Geschlechtsfalten verwachsen in ihrer ganzen Länge bis auf die vordere zur Uretralmündung werdende Oeffnung, die Geschlechtsrinne wandelt sich somit in die Uretra um, der Geschlechtshöcker ist zum Penis geworden. Die Geschlechtswülste verwachsen in der Mittellinie und bilden die Scrotalsäcke, in welche die Testikel aus der Bauchhöhle allmählich verlagert werden.

Durch Wucherung von Sprossen der Urethralwand entstehen die Prostataschläuche.

Als die letzte Etappe in der Ausbildung der Genitalien muss der Descensus Testiculorum resp. Ovariorum erwähnt werden. Zum Verständnis des Vorganges muss zunächst der eigentlichen Bänder der Keimdrüsen und der Urniere gedacht werden. In Fortsetzung des Urnierenkörpers zieht caudalwärts ein mit glatten Muskelfasern versehener Gewebestrang, welcher vom Bauchfelle der hinteren Körperwand einen Ueberzug erhält und sich an der

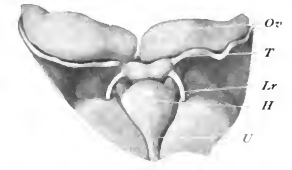


Abb. 160.
Geschlechtsorgane eines menschlichen Embryo aus dem vierten Monat der Schwangerschaft. H = Harnblase; Lr = Lig. rotundum; Ov = Ovarium; T = Tuba; U = Urachus.

Innenseite der Geschlechtswülste allmählich verliert; es ist dieses das Leistenband des Hodens, resp. des Eierstockes (Abb. 158 G). Von dem caudalen Ende der Keimdrüse geht seinerseits ein als Mesorchium, resp. Mesovarium bezeichnetes, ebenfalls mit einem Peritonealüberzug versehenes Band ab, welches in der Nähe der Abgangsstelle des Leistenbandes ausläuft und gewissermassen als dessen Fortsetzung erscheint (Abb. 158 M). Nachdem nun im männlichen Geschlecht der Hoden sich unmittelbar dem aus dem Wolffschen Gang entstandenen Nebenhoden angelegt hat und somit das Mesorchium schwindet, bleibt das Leistenband als

Gubernaculum Hunteri bestehen und verbindet den Hoden mit einem Bezirk der Bauchwand, welcher an der hinteren Seite des sich unterdessen in die Geschlechtsleiste vorstülpenden sackartigen Processus vaginalis liegt. Als Folge des Zurückbleibens im Wachstum des Gubernaculum Hunteri und noch einiger anderer, nicht aufgeklärter Momente, rückt der Hoden, an seinen Vorder- und Seitenflächen vom Peritoneum bedeckt, immer tiefer der hinteren Bauchwand entlang herunter, bis er in die Nähe des fertig vorliegenden Sackes des Proc. vaginalis zu liegen kommt, in denselben heruntersteigt und somit den Scrotalsack ausfüllt. Das Halsstück des Proc. vaginalis obliteriert in der Regel vollständig, kann aber auch unter Umständen dauernd erhalten bleiben.

Die Vorgänge im weiblichen Geschlecht sind prinzipiell ähnlicher Art, indem das Leistenband des Eierstocks als Lig. Uteri rotundum, die Tuben und Eierstöcke aus ihrer ursprünglichen Stellung in der Längsachse des Körpers in die definitive transversale bringt und im Gewebe der grossen Schamlippen, des Homologon der Scrota, ausläuft (Abb. 166).

Entwickelung der Nebenniere.

Die Nebenniere lässt bei allen Wirbeltieren zwei scharf distinkte, als Mark- resp. Rindensubstanz unterschiedene Bestandteile erkennen. Bei einigen niederen Wirbeltieren, wie z. B. den Selachiern, finden wir beide Bestandteile sogar räumlich getrennt vor. Obwohl immer noch Stimmen laut werden, welche einen ständigen physiologischen Uebergang von Rindensubstanz in Marksubstanz annehmen, scheinen jedoch die neueren Arbeiten bezüglich der Spezifizität beider Bildungen keinerlei Zweifel übrig zu lassen.

Ueber die Entstehung und Entwickelung der Nebenniere herrschen noch trotz zahlreicher neuerer

Untersuchungen manche Kontroversen. Der strittige Punkt ist namentlich die Abstammung der Marksubstanz. Bezüglich der Entstehung der Rindensubstanz kann als ziemlich feststehend angenommen werden, dass dieselbe durch Wucherung des Coelomepithels entsteht und der sogenannten Zwischenniere der Selachier entspricht. Es bilden sich ziemlich frühzeitig Zellstränge aus, in welchen die für die Rinde so charakteristische Zona fasciculata erkannt werden kann.

Die Anlage der Marksubstanz wurde auf die allerverschiedensten Ursprungsorte zurückgeführt. Die Verfechter der Gemeinsamkeit derselben mit der Rinde wollen die Abstammung der ersteren aus der Anlage der letzteren erblicken. Von manchen Autoren wird die Beteiligung der Urniere an der Bildung des Markes angenommen. Eine dritte, der Wahrheit wohl näherstehende Anschauung bringt die Anlage der Marksubstanz in Beziehung zu den räumlich benachbarten Anlagen des Grenzstranges des Sympaticus. Es ist allerdings hervorzuheben, dass, obwohl die Marksubstanz mancher Tiere unter Umständen innerhalb sehr weiter individueller Schwankungen zahlreiche Ganglienzellen und Nervenfasern aufweisst, eine Auffassung der ersteren als eines nervösen Organes nicht sehr wahrscheinlich ist. Die Beziehungen der Markanlage zur Sympaticusanlage scheinen demnach mehr rein topographischer Art zu sein, indem auf gewissen Entwickelungsstadien in nächster Nachbarschaft, zuweilen sogar in unmittelbarer Kontinuität neben dichten, als Sympaticusmaterial aufzufassenden Zellenanhäufungen, ähnliche Bildungen getroffen werden, welche von der bereits weiter fortgeschrittenen Anlage der Rindensubstanz umwachsen werden und sich als die Anlage der Marksubstanz der Nebenniere dadurch zu erkennen geben.

Kapitel IX.

Entwickelung des Nervensystems.

Entwickelung des Gehirns und des Rückenmarks.

Die Anlage des Zentralnervensystems gehört zu den mit am frühesten auftretenden. Schon zur Zeit, wo der Wirbeltierkeim mit der Ausbildung des Mesodermes, zumeist noch als lockeren Zellhaufens beginnt, wo weder scharf differenzierte Chorda, noch Somiten bestehen, ist in der Längsachse des embryonalen Körpers eine aus Ektoderm bestehende wulstartige, in der Medianlinie muldenartig vertiefte Medullarplatte wahrzunehmen. Die Umwandlungen derselben zum Kanal und zur geschlossenen Medullarröhre, sowie die Gliederung der letzteren in einen Gehirnanteil und Rückenmarkanlage wurden bereits im Kapitel II besprochen.

In der Weiterausbildung, namentlich in der primären Gliederung der Gehirnblase, macht sich in der ganzen Wirbeltierreihe, unbeachtet der so weitgehenden Divergenz der späteren Stadien, ein durchgehender Grundplan geltend. Bei allen Wirbeltieren ist eine primäre Zweigliederung des Gehirnanteiles als „Archencephalon" und „Deuterencephalon", welch' letzterer ohne scharfe Grenze in die Medulla spinalis sich fortsetzt, nachweisbar. Das Archencephalon besitzt seinerseits einige typische Charaktere, welche nicht nur bei sämtlichen Cranioten, sondern sogar bei Amphioxuslarven wiederkehren. Mit seiner ventralen

Wand senkt sich die Archencephalonblase schon frühzeitig unter das Chordaniveau; es entsteht dadurch eine typische, gleichzeitig als scharfe Marke zwischen den beiden Gehirnabschnitten dienende, ventralwärts einschneidende Falte, Plica encephali ventralis. Der dem cranialen Chordaende anliegende Blasenabschnitt entwickelt ausserdem sehr frühzeitig einen trichterförmigen Vorsprung, das Infundibulum, welches dorsalwärts durch einen soliden höckerartigen Vorsprung der Gehirnwandung, das Tuberculum post., flanquiert wird.

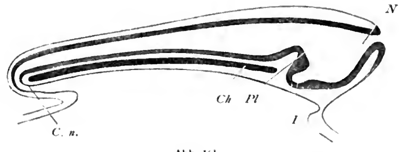


Abb. 161.

Schema eines Wirbeltieres im Medianschnitt. Ch = Chorda; C. n. = Canalis neurentericus; I = Infundibulum; N = Neuroporus ant.; Pl = Plica encephali ventralis mit Tub. posterius (nach Kupffer).

Die zunächst nur an der ventralen Hirnwand angedeutete, ventralwärts gerichtete Knickung der Gehirnanlage nimmt in kurzer Zeit infolge der ungleichmässigen, vorwiegend auf die dorsale Wand beschränkten Längenzunahme des Hirnrohres bedeutend zu. Die Gehirnröhre wird dorsalwärts convex und es bildet sich die bei allen Wirbeltieren vorhandene Mittelhirn-(Scheitel-)Krümmung aus. Das stärkere Längen- und Flächenwachstum der dorsalen Seite des Hirnrohres wird sowohl für die Ausbildung der Krümmungen, als auch für die Neugliederung der Gehirnanlage massgebend, welche nun aus einer zweiteiligen zur dreiteiligen wird. Der neu entstan-

dene, als Mittelhirn, Mesencephalon, bezeichnete Abschnitt keilt sich gewissermassen zwischen die beiden primären ein, indem er sowohl in das Gebiet des Archencephalon als des Deuterencephalon eingreift, resp. aus Abschnitten beider Blasen entsteht; letztere, welche somit nur noch einen Teil des früheren Bestandes darstellen, werden von nun an als Prosencephalon (Vorderhirn) und Rhombencephalon (Rautenhirn) unterschieden. Die dorsalen Grenzen der drei Abschnitte werden sowohl durch Faltungen der epi-

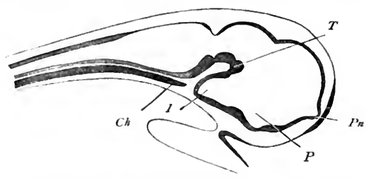


Abb. 162.
Schema des dreigliedrigen Wirbeltierhirnes im Medianschnitt. Ch = Chorda dors.; I = Infundibulum; P = Prosencephalon; Pn = Processus neuroporicus; T = Tuberculum posterius (nach Kupffer).

thelialen Wand (z. B. Plica rhomboencephalica) als durch transversal verlaufende, die Medianebene rechtwinklig schneidende Faserzüge innerhalb der Hirnwand (sogenannte Commissuren, speziell Com. posterior an der Grenze des Vorder- und Mittelhirnes) angedeutet. Als ventrale Grenze der beiden vorderen Hirnabschnitte kann das Tuberc. post. angesehen werden.

Bereits in das zweigliedrige Stadium der Gehirnanlage fällt die erste Andeutung der primären Augenblasen, welche ausserordentlich frühzeitig, schon vor Hirnabschluss, als seitliche Ausstülpungen im Gebiete des Vorderhirns entstehen (Taf. 11). Werden nun die Augenblasen gestielt, so

bleibt ihre Abgangsstelle von der Hirnwand durch einen verdünnten und ausgebuchteten Bezirk derselben, den Recessus opticus, markiert, welcher caudalwärts von einem mächtigen Querfaserwulst (Chiasmawulst) begrenzt erscheint. Eine weitere, ebenfalls allgemein zutreffende Gliederung des dreiteiligen Hirnrohres geht innerhalb des Prosencephalon und des Rhombencephalon vor sich. Das Dach des ersteren lässt zwei kuppelartige Wölbungen erkennen, welche Veranlassung zu dieser Neugliederung geben. Es zerfällt somit das Prosencephalon in das Endhirn (Telencephalon) und Zwischenhirn (Diencephalon, Abb. 163). Die Gliederung des Rautenhirnes wird durch wesentlich andere Momente bedingt. Die vorderste Partie der Dachplatte verdickt sich zu einem zuweilen mächtigen Wulst, welcher die erste Kleinhirnanlage darstellt; der Rest der Dachplatte verdünnt sich bis auf eine dünne, aus einschichtigem flachen Epithel bestehende Membran, die Tela chorioidea des IV. Ventrikels. Die beiden Abschnitte werden mit dem Namen Metencephalon*) und Myelencephalon**) belegt. Der Commissura post. schliesst sich bei sämtlichen Wirbeltieren eine fingerförmige Ausstülpung der Hirnwand, die Epiphysis, an. Ein ähnliches Gebilde, die Paraphysis, kommt bei den meisten Wirbeltieren auch an der Grenze des Telencephalon mit dem Diencephalon zur Ausbildung.

Der vordere frontale Abschluss des Hirnrohres verdient spezielle Erwähnung; es ist für viele Arten bewiesen, für andere wahrscheinlich gemacht worden, dass die definitive Abschnürung des Gehirnrohres von der Epidermis am vordersten Körperpol in Form eines trichterförmigen Vorsprunges der Hirnwandung erfolgt, welcher sich als Neuroporus mit seinen Lippen nach aussen öffnet und nach völligem Verschluss des Hirnrohres noch eine Zeitlang als Proc. neuro-

*) Hinterhirn. **) Nachhirn.

Tab. 38.

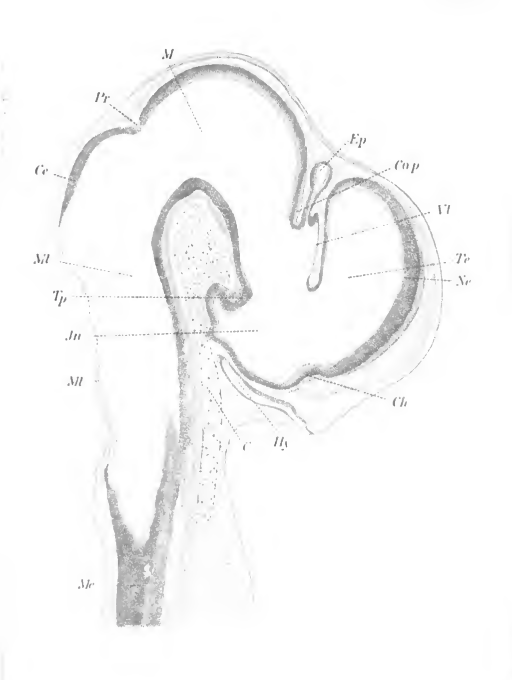
Medianschnitt durch den Kopf eines Selachierembryo (Abb. 87). Zu beachten ist die starke Ausbildung der Scheitelkrümmung, welche in diesem Masse den anderen Anamniern nicht zukommt und im Laufe der Weiterentwickelung der Schädelteile und Zurückbleiben der vorderen Hirnteile in ihrem Wachstum vollständig ausgeglichen wird. Die bei Pristiurus kaum angedeutete Stelle des Neuroporus ant. (Ne) ist bei anderen Selachiern (z. B. bei Acanthias) schnabelartig vorspringend. Die Gehirnwände sind zum grössten Teil noch rein epithelial gebaut, an den Commissuren und der Medulla oblongata tritt jedoch der „Randschleier" hervor. In der Gegend der Hypophyse ist die Epidermis von dem darunterliegenden Mesenchymgewebe durch Schrumpfung bei der Präparation abgehoben.

C = Chorda, Ch = Chiasma, Ce = Cerebellum, Cop = Commissura post., Ep = Epiphyse, Hy = Hypophyse, In = Infundibulum, M = Mittelhirn, Me = Medulla spin., Ne = Stelle des Neuroporus, Pr = Plica rombo-mesencephalica, Ml = Myelencephalon, Te = Telencephalon, Tp = Tuberculum post., Mt = Metencephalon, Vt = Velum transversum.

---

poricus zuweilen persistiert (Taf. 11, Abb. 161, 162, 164). Es ist demnach, wenn man versucht, durch die Lichtung des Hirnrohres eine ideelle Achse zu ziehen, der Proc. neuroporicus als das vorderste Ende derselben zu betrachten und die Hirnwandungen in bezug auf diese Achse als ventrale resp. als dorsale zu bezeichnen. Der zwischen Proc. neuroporicus und recessus opticus gelegene, annähernd frontal gestellte Abschnitt der Hirnwand trägt den Namen Lamina terminalis.

Das im obigen entworfene allgemeine Schema der ersten Etappen der Hirnentwickelung schliesst selbstverständlich sehr bedeutende und schon frühzeitig auftretende Divergenzen bei einzelnen Formen nicht aus. Die erwähnten Anlagen und Bildungen lassen sich zwar in allen Fällen erkennen, jedoch in sehr verschiedenem Ausbildungsgrade. Die Unterschiede machen sich namentlich in der Volumenent-


M
Pr
Ce
Ep
Cop
Vt
Te
Ne
Ml
Tp
In
Ml
Ch
C
Hy
Me

faltung des Vorder- und Mittelhirnes und ihrer Derivate merkbar. Das Prosencephalon bleibt bei den niederen Formen schon relativ frühzeitig in seinem Volumen bedeutend zurück, das Mittelhirn ragt dagegen um so mächtiger hervor. Am stärksten treten jedoch Differenzen in den Krümmungen des Hirnrohres zu Tage. Obwohl die Scheitelkrümmung keinem Wirbeltierhirn fehlt, werden trotzdem die

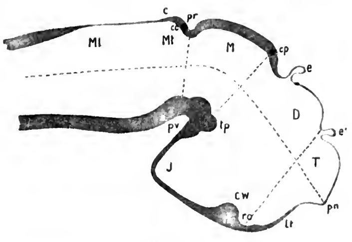


Abb. 163.

Schema eines Wirbeltierhirnes im Medianschnitt: c = Cerebellum; cc = Commissura cerebellaris, cp = Commisura post.; cw = Chiasmawulst; D = Diencephalon; e = Epiphyse; e' = Paraphyse; I = Infundibulum; lt = Lamina terminalis; pn = Proc. neuroporicus; pr = Plica rhombencephalica; pv = Plica encephali ventralis; ro = Recessus opt.; tp = Tuberc. post. (nach Kupfler).

Lagebeziehungen der einzelnen Hirnabschnitte durch dieselbe in sehr verschiedenem Grade beeinflusst, obwohl die Intensität der Krümmung in keinem unmittelbaren Verhältnis zur Stellung der betreffenden Form im System steht, was z. B. bei einem Vergleich des ausserordentlich stark gekrümmten Selachierhirnes mit relativ weniger gekrümmten der Ganoiden und sogar der Amphibien auffällt. Den höheren Formen, namentlich den Amnioten, sind weitere Krüm-

Tab. 39.

Fig. 1. Medianschnitt durch einen Froschembryo mit offener Medullarplatte (vorderer Körperabschnitt). Die Medullarplatte ist nach vorne vom vorderen Chordaende ventralwärts umgebogen, die Gegend des späteren Tub. post. Die Chorda steht im Begriff, sich mit ihrer vordersten Spitze vom Entoderm abzuschnüren.*)

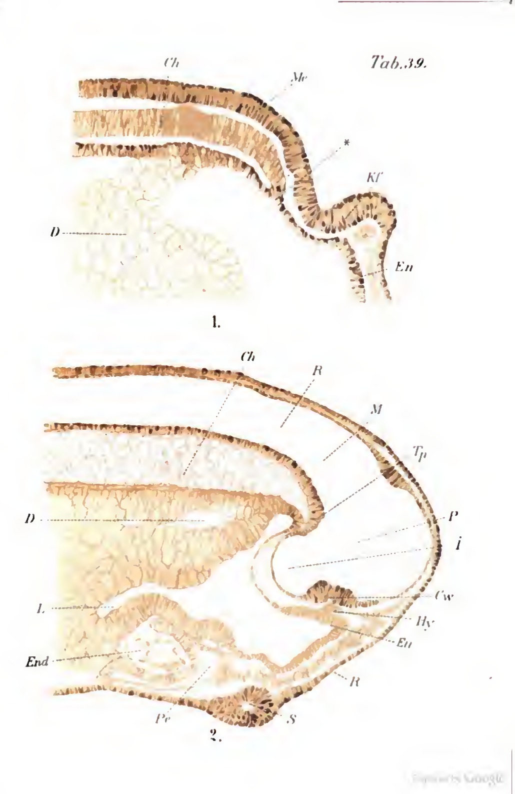
Fig. 2. Medianschnitt durch eine Tritonlarve (vgl. Taf. 9, Fig. 4.

Ch = Chorda, Cw = Chiasma, D = Dotterzellen (resp. Darm), En = Entoderm, End = Endocard, Hy = Hypophyse, I = Infundibulum, Kf = Kopffalte der Medullarplatte (Me), L = Leberanlage, M = Mittelhirn, P = Prosencephalon, Pe = Pericardhöhle, R = Rautenhirn und Rachenmembran, S = Saugnapf, Tp = Tub. post.

---

mungen eigen, welche bei Anamniern, wenn überhaupt, so nur andeutungsweise auftreten. Dies gilt für die Nackenkrümmung, welche zuerst bei einigen Amphibien nachweisbar ist, und namentlich für die Brückenkrümmung, welche zur vollen Entfaltung erst den Säugern zukommt (Taf. 41, 42).

Eine sehr weitgehende, cardinale Differenz bedeutet schliesslich das Auftreten der Grosshirn- oder Hemisphärenanlage, welche erst von den Dipnoi ab innerhalb der Wirbeltierreihe erscheint. Der Mutterboden für diese Bildungen bei höheren Formen, das Telencephalon, entwickelt sich bei Fischen als ausschliessliches Riechhirn. Es wachsen hier aus seinem vorderen Ende mächtige konische, paarige Gebilde, die Lobi olfactorii, hervor, die Seitenwände und das Dach des Telencephalon, das sogenannte Pallium, bleibt dagegen dauernd auf einem indifferenten Stadium; bei Knochenfischen und Ganoiden wird das Gewebe desselben sogar zur einfachen, zur Bildung der Lamina chorioidea führenden Ependymalplatte reduziert, bei Selachiern dagegen bildet sich das Dach zu einem Pallium nervosum aus. Das Telencephalon der höheren Formen entwickelt dagegen in seiner dorsalen Hälfte ein intensives Wachstum, wobei die Seitenwände durch ihre seitlichen Vorbuch-


Ch
Me
*
Kf
D
En
1.
Ch
R
M
Tp
D
P
i
Cw
L
Hy
En
End
R
Pe
S
2.

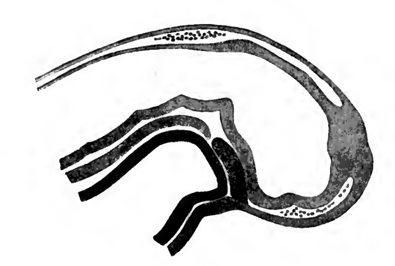


Abb. 164.
Medianschnitt durch das Gehirn eines Selachierembryo, das Vorderende des Hirnrohres (Neuroporus) mit Ektoderm verwachsen (s. g. Plakode) (nach Kupffer).

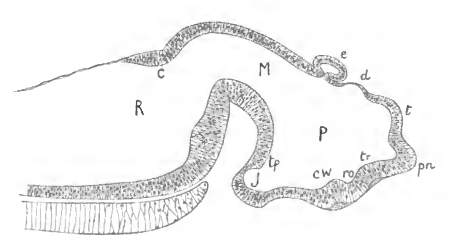


Abb. 165.

Medianschnitt durch das Gehirn eines Störembryo. P = Prosencephalon; M = Mesencephalon; R = Rombencephalon; I = Infundibulum; tp = Tub. posterius; c = Cerebellum; cw = Chiasmawulst; ro = Recessus opticus; t = Telencephalon; d = Diencephalon, e = Epiphyse; pn = Proc. neuroporicus (nach Kupffer).

tungen sofort die paarige Anlage der Hemisphären andeuten, der mediale Teil der Hirnwand, welcher in seinem Wachstum bedeutend zurückbleibt, liefert dagegen die Anlage der sogenannten primären Sichel und bildet das Dach des mittleren Ventrikels. Die Hemisphären wachsen dorsalwärts, dann auch nach vorne aus und überholen dadurch schon frühzeitig die Lamina terminalis. Dieselben sind somit paarige, dorsale Derivate des Vorderhirnes und zwar seines vordersten Teiles, des Telencephalon.

Durch die kurz geschilderten formgestaltenden Prozesse, welche vorwiegend als Krümmungen, Ausstülpungen, Faltenbildungen auftreten, sind die Anlagen der wichtigsten Bestandteile des Gehirnes gegeben. Die Weiterausbildung des Gehirnes involviert neue Entwickelungsfaktoren, welche sich vorwiegend als Dickenwachstum der Hirnwände, Differenzierungen innerhalb derselben und Auftreten mächtiger Nervenfaserkomplexe dokumentieren. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen finden an bestimmten Stellen der Hirnwand eigentümliche Umwandlungen derselben statt, welche zur Verdünnung der ursprünglichen mehrschichtigen bis zu einer aus flachem einschichtigem Epithel bestehenden Lamelle führen. Durch Hinzutreten zahlreicher Gefässchlingen, welche die Lamelle vielfach einstülpen, entstehen sogenannte Plexus chorioidei, welche in das Lumen der Hirnblasen ziemlich tief vorragen. Dieser Umwandlung sind die Dachpartien des Myelencephalon (des Nachhirnes), sowie des Telencephalon und Diencephalon unterworfen. Es entsteht auf diesem Wege im Gebiete des Nachhirnes der Plexus chorioideus ventriculi quarti, aus der mittleren Partie des Daches des Vorderhirnes der unpaare Plexus des III. Ventrikels. Auch an der medialen Seite der Grosshirnhemisphäre bilden sich, wenn auch in etwas abweichender Weise, die Plexus chorioidei der Seitenventrikel aus, auf welche im weiteren noch ausführlicher eingegangen

werden soll. Das mächtige, nunmehr einsetzende Dickenwachstum der verschiedenen Hirnteile, welches für die definitive Ausgestaltung derselben von massgebender Bedeutung wird, resultiert aus mehreren zum Teil unabhängigen Einzelprozessen, deren histologische Seite im weiteren geschildert wird. Aus

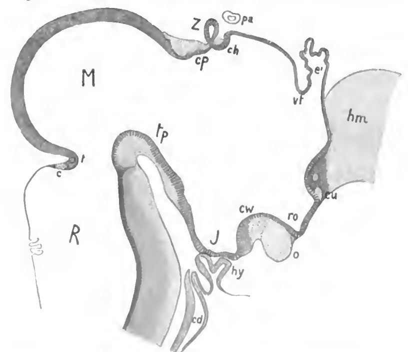


Abb. 166.

Medianschnitt durch das Gehirn eines älteren Eidechsenembryo. ch — Commissura habenularis; cp — Com. post.; cd — Chorda dors.; cw — Chiasmawulst; e' = Paraphyse; hm — Hemisphaere; hy — Hypophyse; I = Infundibulum; M — Mittelhirn; pa — Parietalorgan; ro — Rec. opticus; R — Rautenhirn; t = N. Trochlearis; tp = Tub. post.; v = Velum transv.; Z = Zirbeldrüse (nach Kupffer).

der epithelialen Lamelle, als welche sich die Wand des Hirnrohres in allen Bezirken ursprünglich darstellt, entstehen die drei Komponenten der späteren Gehirnsubstanz: Ganglienzellen, Nervenfasern und die spezifische Nervenstützsubstanz, die Neuroglia.

Tab. 40.

Fig. 1 u. 2. Sagittal- und Medianschnitt durch den Kopfteil eines Hühnerembryo (Stadium Taf. 11). In Fig. 1 ist von dem Gehirn nur die weit lateralwärts vorspringende Augenblase getroffen. In Fig. 2 ist das Gehirn annähernd medial im zweiblasigen Stadium halbiert. Zu beachten ist die Ausdehnung des Mesoderms (und mit demselben zusammen der Leibeshöhle) nach vorne. Cranialwärts von dem Abschlusse der Leibeshöhle ist die Keimscheibe noch zweiblättrig. Die in dieser Gegend zuerst auftretende Kopffalte des Amnion besteht daher im Gegensatz zum definitiven Verhalten aus Ekto- und Entoderm (Proamnion Pr). Erst durch nachträgliches Eindringen der Leibeshöhle (des Mesoderms) zwischen die zwei Blätter wird das Entoderm abgedrängt und das definitive Verhalten hergestellt. Die Leibeshöhle, welche in der Rumpfregion spaltförmig ist, erweitert sich in ihrem cranialsten Abschnitte zur geräumigen Parietalhöhle, welche zur Aufnahme des Herzschlauches bestimmt ist. In der Medianebene stossen die Wände der Parietalhöhlen aneinander (bilden das Mesocardium) resp. brechen später durch und vereinigen sich zu einer unpaaren Höhle (vgl. Taf. 28).

(Ueber die vordere Darmpforte vgl. S. 157.)

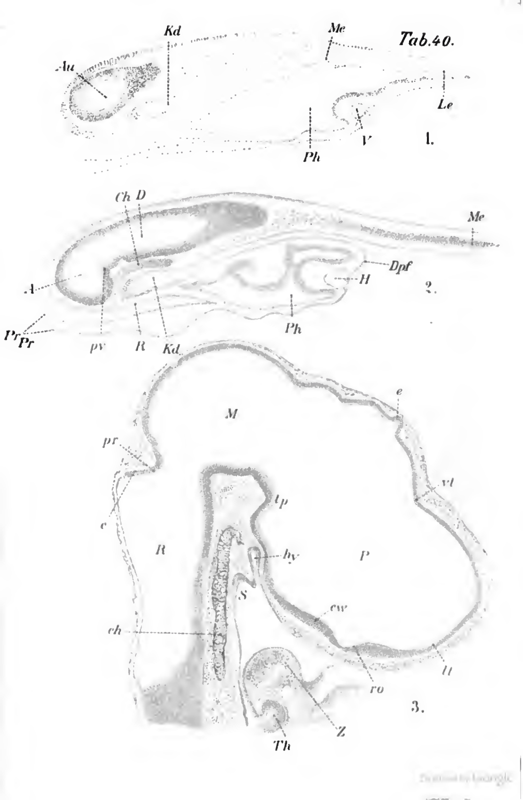
Fig. 3. Medianschnitt durch den Kopf eines Hühnchens von ca. 3½ Tagen. Das Gehirn ist sehr voluminös und dünnwandig. Von den Krümmungen nur die Scheitelkrümmung ausgesprochen. Brückenkrümmung fehlt. Nackenkrümmung schwach angedeutet.

Fig. 1. Au = Augenblase, V = Dottervene, Kd = Kopfdarm, L = Leibeshöhle, Me = Mesoderm, Ph = Parietalhöhle.

Fig. 2. A = Archencephalon, Ch = Chorda, D = Deuterencephalon, Dpf = Darmpforte, H = Herzschlauch, M = Mesoderm, Ph = Parietalhöhle, Pr = Proamnion, Pv — Plica encephali ventralis.

Fig. 3. C = Cerebellum, Ch = Chorda, E = Epiphyse, Hy = Hypophyse, Cw = Chiasmawulst, Lt = Lamina terminalis, R = Rombencephalon, M = Mesencephalon, P = Prosencephalon, Ro = Recessus opt., Tp = Tuberculum post., S = Sesselsche Tasche, Th = Thyreoidea, Vt = Velum transversum, Z = Zunge.

Durch mächtige Zellvermehrung in der Wand der Gehirnblasen wird das epitheliale Gefüge der letzteren in eigentümlicher Weise gelockert; mächtige Zellhaufen, welche sich namentlich in den ventralen


Tab.40.
Kd
Me
Au
Le
V
Ph
1.
Ch D
Me
Dpf
H
A
2.
Ph
Pr Pr
pv
R
Kd
M
e
pr
vt
c
lp
R
hy
P
S
cw
ch
ro
lt
3.
Z
Th

Partien der Gehirnblasen ansammeln, führen sehr frühzeitig zur Ausbildung der sogenannten Stammganglien und des zentralen Höhlengrau. Die Lumina der Vorderhirn- und Zwischenhirnblase werden dadurch schon frühzeitig von der ventralen Seite aus bedeutend eingeengt. Die Wandungen der Grosshirnhemisphären nehmen in viel langsamerem Tempo an Mächtigkeit zu, wobei es von vornherein zur strengen Schichtung der zellreichen und zellarmen Zonen kommt. Aehnlich, wie in der Anlage des Rückenmarkes, werden auch im embryonalen Gehirn mächtige Zonen einer eigentümlichen, kernlosen, netzartig angeordneten Substanz (sog. Randschleier) angelegt, welche nach und nach durch die erst relativ spät auftretenden Nervenfaserzüge ausgefüllt werden (siehe unten). Durch letztere werden aber auch die äusseren morphologischen Verhältnisse des Gehirnes beeinflusst, indem mächtige Systeme, wie das Corpus callosum, die Grosshirnschenkel usw. direkt als Nervenfaserbündel ohne epithelartige Vorstadien oder Anlagen gebildet werden.

Nach dieser allgemeinen Uebersicht über die Entwickelung des Gehirnes der Wirbeltiere soll diejenige der Säuger und namentlich des Menschen genauer besprochen werden. Für die Schilderung der Anlagen der einzelnen Gehirnabschnitte des Menschen ist es von Vorteil, einer von His vorgeschlagenen Einteilung zu folgen, welche, wenn auch etwas schematisierend, die Hauptverhältnisse in zutreffender Weise zum Ausdruck bringt. An der Innenwand der Gehirnblase ist vom Rautenhirne angefangen cranialwärts eine der Lichtungsachse des Hirnrohres parallel verlaufende Rinne, der Sulcus limitans, wahrnehmbar, welche die Seitenwand in eine Flügel- und Bodenplatte scheidet und gleichzeitig die ventrale „motorische“ Zone von der dorsalen „sensiblen“ trennt (Abb. 167). Es lassen sich in der Tat die motorischen Nervenkerne, in Fortsetzung der ent-

Tab. 41.

Fig. 1. Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo (Stadium der Abb. 85). Nacken-, Brücken-, und Scheitelkrümmung deutlich ausgesprochen, im übrigen erinnert das Grössenverhältnis der einzelnen Hirnabschnitte an die entsprechenden Verhältnisse der Vögel. Zu beachten ist die Verbindung des Chordaendes mit dem Ektoderm in der Gegend der Hypophysentasche. Zwischen letzterer und der Sesselschen Tasche der Rest der eingerissenen Rachenmembran.

Fig. 2. Querschnitt durch das Vorderhirn des Kaninchens vom Stadium Fig. 1. (Vergrösserung etwas stärker als in voriger Figur). Erste Anlage der Grosshirnhemisphären als paariges dorsales Gebilde.

Fig. 3. Querschnitt durch dasselbe Gehirn in der Gegend der Augenbecher. Die Augenbecher, an denen die ventrale Lippe fehlt, erscheinen deutlich als Ausstülpungen der Gehirnwand. Linsenanlagen als weit offene Ektodermsäckchen. Bemerkenswert in der Höhlung des Sackes Anhäufungen degenerierender Zellen, welche aus dem Epithelverbande des Linsensäckchen herausgetreten sind. (Eigentümlichkeit einiger Säuger und des Menschen.) Der Raum zwischen Augenblasen und Linse ist völlig mesodermfrei.

Fig. 1. A = Arcus aortae, Ch = Chorda, D = Diencephalon, H = Hypophyse, I = Isthmus (verengte Region zwischen Mittel- und Hinterhirn), M = Mesencephalon, Mt = Metencephalon, My = Myelencephalon, T = Telencephalon, Th = Thyreoideaanlage, Z = Zungenhöcker.

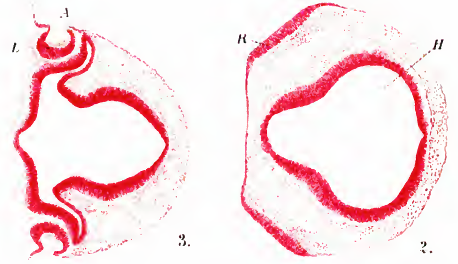
Fig. 2. R = Riechfeld.

Fig. 3. A = Augenbecher, L = Linsensäckchen.

---

sprechenden Verhältnisse des Rückenmarkes, ebenso wie die Austrittsstellen der motorischen Wurzeln topographisch in die ventrale Hälfte des Hirnrohres, die sensiblen Endkerne und Nervenwurzeln in die Flügelplatten verlegen. Ohne dieser Sonderung durch den Sulcus limitans in der cranialwärts vom Isthmus gelegenen Gehirnplatte die gleiche Bedeutung beimessen zu können, lassen sich im allgemeinen auch die Gebilde der vorderen Abschnitte des Gehirnes als dorsale oder ventrale charakterisieren, wobei als entsprechende Marke, die Fortsetzung des Sulcus limitans

T
D
Z
H.
A
M
Th
J
Mt
My
S
1.
Ch



— der Sulcus Monroi aufgestellt wird, dessen cranialstes Ende jedoch sehr unsicher und strittig wird.

Wenn man die Innenseite des in der Medianebene gespaltenen Gehirnes eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo betrachtet, so sieht man die Grundplatte des Telencephalon und zum Teil auch des Diencephalon (Zwischenhirnes) wulstartig nach innen vorspringen. Es ist die Anlage der Stammganglien, des Corpus striatum; an dem ventralsten

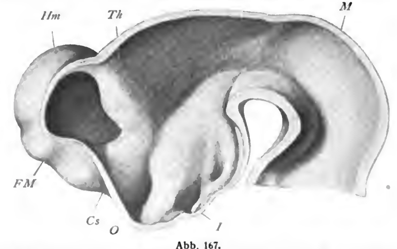


Abb. 167.
Medianschnitt durch ein Modell des menscnlichen Gehirns von einem $4^1/_2$ Wochen alten Embryo. Sulcus limitans und Sulcus Monroi crkennbar. Dargcstcllt nur Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn. Cs = Corpus striatum; FM = Foramen Monroi; Hm = Hemisphaere; I = Inlundibulum; M = Mittelhirn; O = Recessus opticns; Th = Thalamus opt. (nach His).

Abschlusse der Hirnblase, der etwas verdünnten Bodenplatte sind die bereits vorher geschilderten Recessus opticus und das Infundibulum zu erkennen.

Als dorsales, paariges Gebilde ist an der Wand des Telencephalon die Hemisphärenblase, wenn auch noch wenig scharf angedeutet. Indem die Hemisphären durch ihr intensives Wachstum schnell an Umfang zunehmen, zeichnet sich bald der Zugang aus der allgemeinen Gehirnhöhle zu ihren Höhlen als eine relativ enge, scharf begrenzte Pforte, das pri-

mitive Foramen Monroi aus; die mediale Dachlamelle des Telencephalon, welche beim Hervorwachsen der Hemisphären in ihrer früheren Stellung verbleibt und dadurch den Boden der tiefen, zwischen den medialen Wänden der Hemisphären gelegenen primären Sichel (Fossa interhemisphaerica) bildet, wird dauernd als ein Teil der Schlussplatte, der vordersten Abgrenzung der unpaaren Gehirnhöhle (des III. Ventrikels), des ursprünglich vordersten Poles der Hirnblase erhalten.

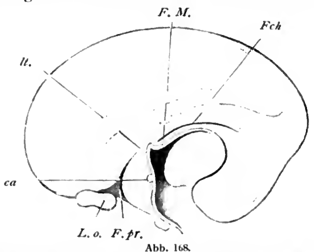


Abb. 168.

Medianfläche des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 56 mm Länge. ca = Commissura ant.; Fch = Fissura chorioidea; F.M. = Gegend des Foramen Monroi; F. pr. = Fissura prima; lt. = Lamina terminalis; L. o. = Lobus olfact. (nach His, aus Ziehen).

Der wulstartigen Vorwölbung des Corpus striatum nach innen entspricht eine ebenso mächtige Dickenzunahme der ventralen Hälfte der Hirnwand nach aussen. Die Hemisphären erhalten daher eine scharfe Abgrenzung von dem Hirnstamm nur von der dorsal-medialen und hinteren Seite, laufen dagegen ventralwärts ohne jede von aussen sichtbare Grenze in die Wand des Gehirnstammes aus. Die vorderste, ventrale Ecke dieses Hirnteiles ist die Anlage des Riechhirnes. Bei den meisten Säugern

deutlich zugespitzt und sogar mit einer Vorbuchtung der Ventrikelhöhle (Ventriculus lobi olfactorii) versehen, ragen die Riechlappen des menschlichen Hirns auf diesem Stadium als stumpfe Höcker vor (Abb. 168).

Unter dem Recessus opticus sind am Boden des Vorderhirnes resp. des Zwischenhirnes (die ventrale Grenze beider ist rein willkürlich) das Infundibulum und die Pars mamillaris zu erkennen.

Aus der Wand des Infundibulum legt sich eine fingerförmige Anstülpung — der Rec. infundibuli an, welcher in nächste Berührung und Nachbarschaft zu einer entsprechenden Bildung der Mundbucht — der Hypophysentasche gelangt und den mittleren Teil samt Stiel der Hypophyse bildet. Die pharyngeale Bildung wird zum drüsigen Teil der Hypophyse (Taf. 41, Fig. 1 u. Taf. 42).

Das Hauptgebilde des Zwischenhirnes ist die mächtig verdickte Flügelplatte desselben, der Sehhügel (Thalamus opticus), welcher das Foramen Monroi von hinten und oben begrenzend und einengend, von dem Corpus striatum nur durch eine seichte Furche getrennt wird (Taf. 43).

Die Grundplatte des Zwischenhirnes gestaltet sich zur massiven Pars hypothalamica.

Die Deckplatte des Zwischenhirnes gewinnt bedeutend an Breite, wird aber dagegen bis auf eine ganz dünne Epithellamelle reduziert, welche auf späteren Stadien als Lamina chorioidea von dem mächtigen Gefässplexus vorgestülpt wird und den „Plexus chorioideus impar ventriculi tertii“ bildet (Taf. 42, 43).

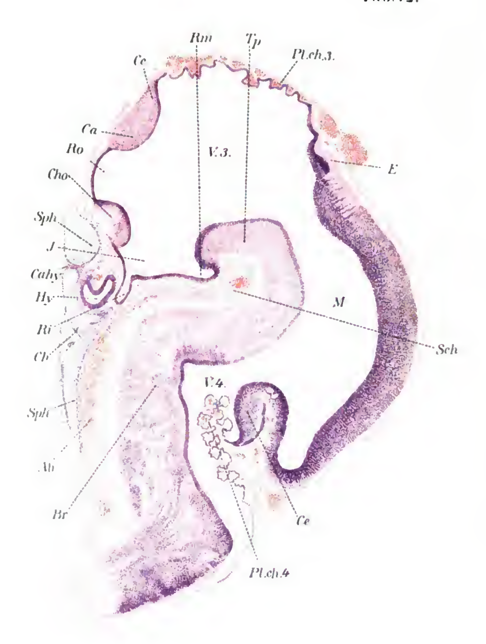
Die caudalwärts gelegenen Abschnitte des Hirnrohres, das Mittelhirn, der Isthmus, das Hinter- und Nachhirn behalten auf dem bezeichneten Stadium zunächst noch ihren indifferenten epithelialen Charakter, welcher auf nächstfolgenden Stadien tiefgreifenden Entwickelungsvorgängen weichen muss. Die topographische Verteilung der einzelnen Anlagen in diesen Regionen ist folgende: aus dem Mittelhirn

Tab. 42.

Fig. 1. Medianschnitt durch das Gehirn eines Kaninchenembryo von 2 cm Länge. Das Gehirn ist mit der weichen Hirnhaut und mit einem Teil der knorpeligen Schädelbasis dargestellt (zu vergl. Taf. 44, Horizontalschnitt durch ein Gehirn vom gleichen Stadium). Die Beschaffenheit der Wände des Gehirnes nähert sich dem Verhalten des fertigen Organismus, wenn auch einige Bezirke der „weissen Substanz“, der Faserbündel, entweder nur durch das Neurogliagerüst vertreten sind, oder noch ganz fehlen. Die kernreichen Bezirke entsprechen den Anlagen der verschiedenen grauen Massen, so z. B. das mächtig entwickelte Mittelhirndach dem Vierhügelgrau, die verschiedenen Kerne im Boden des IV. Ventrikels usw. Fast völlig kernfrei sind die bereits gut ausgebildeten Nervenbündel und Commissuren, z. B. Chiasma optica, Commissura ant. usw. Die Ventrikelhöhlen sind von einem kontinuierlichen zylindrischen Ependymepithel bekleidet. Die Gefässplexus des III. und IV. Ventrikels verursachen Kräuselungen und Einstülpungen der hier epithelial verbleibenden dünnen Gehirnwandung. Zu beachten ist die ausserordentlich starke Ausprägung der drei Gehirnkrümmungen, welche auf diesem Stadium wohl ihr Maximum erreichen und von denen namentlich die Scheitelkrümmung im weiteren fast völlig ausgeglichen wird.

In der Entwickelung der Hypophyse ist das wichtigste Stadium getroffen. Von der Wand des Infundibulums geht ein hohler, fingerförmiger Fortsatz hervor, welcher als sogenannter Hypophysenstiel persistiert. In unmittelbarer Berührung mit demselben ist ein gekrümmtes epitheliales Gebilde erkennbar, welches in seinem hinteren Abschnitte eine grössere Höhle einschliesst, in seinem vorderen Abschnitt drüsenartige Sprossen zu treiben beginnt. Dieses ist der eigentliche Drüsenkörper der Hypophyse, welcher aus dem Epithel der Räthkeschen Tasche durch Abschnürung von der letzteren entsteht. Der noch lange Zeit persistierende Canalis pharyngeus in der Schädelbasis deutet diesen Zusammenhang an.

Ab = Arteria basilaris, Br = Brücke, Ca = Commissura ant., Cc = erste Andeutung des Corpus callosum, Cahy = Canalis hypophyseos, Cho = Chiasma opt., Ch = Chorda, Ce = Cerebellum, E = Epiphyse, Hy = Hypophyse, I = Infundibulum, M = Mittelhirn, Pl. ch. 3 u. 4 = Plexus chorioideus ventr. 3 u. 4, Ri = Recessus infundibuli, Rm = Recessus mammillaris, Ro = Recessus opt., Sch = Scheitelkrümmung, Sph = Sphenoid, Tp = Tuberculum post., V 3 u. 4 = Vertriculus III u. IV.


Rm
Tp
Pl.ch.3.
Ce
Ca
Ro
V.3.
E
Cho
Sph
J
Cahy
Hy
M
Ri
Sch
Ch
V.4.
Sph
Ab
Br
Ce
Pl.ch.4

entstehen als dorsales Gebilde die Vierhügel (Corpora quadrigemina), als ventrales Gebilde die Haube; die dorsale Wand des Hinterhirnes lässt durch ihre wulstartige Verdickung die erste Andeutung des Kleinhirnes erkennen; im scharfen Gegensatze zu dieser verdickten Lamelle steht dagegen das zu einer dünnen Lamelle reduzierte Dach des Hinter- oder Rautenhirnes, welches infolge bedeutender Breitenzunahme in der Tat eine deutlich rautenförmige Gestalt annimmt und als Lamina chorioidea auf nächsten Ent-

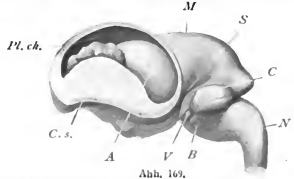


Abb. 169.

Gehirn eines Kaninchenembryo von ca. 2 cm. Die linke Hemisphaere durch einen Sagittalschnitt eröffnet. A = Wulst, hervorgerufen durch die Fissura Ammonii; B = Brückenkrümmung; C = Cerebellum; C. s = Corpus striatum; M = Mittelhirn; N = Nackenkrümmung; Pl. ch = Plexus chorioideus; S = Scheitelkrümmung; V = N. Trigeminus.

wickelungsstadien von den paarigen Plexus chorioidei ventriculi quarti eingestülpt wird.

Der ventrale Abschnitt des Hinter- und Nachhirnes, die Stelle der Brückenkrümmung, liefert die Brücke und die Medulla oblongata.

Nachdem wir an dem relativ jungen Entwickelungsstadium des menschlichen Gehirnes die topographische Projektion der Anlagen der einzelnen Abschnitte des fertigen Gehirnes kennen gelernt haben, müssen wir die komplizierten Verhältnisse des Vorderhirnes und namentlich des Endhirnes mit den Hemisphären genauer ins Auge fassen.

Das cranialste Ende der Schlussplatte weist etwa

in der Gegend des Neuroporus eine bedeutende Verdickung auf, innerhalb welcher ziemlich frühzeitig ein Bündel quer getroffener, somit frontal verlaufender Faserzüge, der Commissura ant., nachweisbar wird. Die Verdickung, als Concrescentia prima bezeichnet, beruht hauptsächlich auf teilweiser Verwachsung der gegenüberliegenden medialen Hemisphärenflächen und erscheint viel früher als

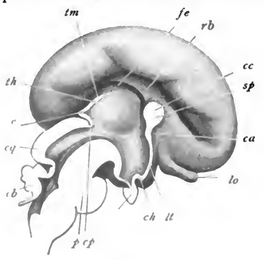


Abb. 170.

Medianschnitt durcb das Gehirn eines viermonatlichen menschlichen Embryo; ca = Commissura ant.; cb = Ccrebelum; cc = Corpus caiiosum; Ch. = Chiasma; cq = corpora quadrigemina; e = Epiphyse; hy = Hypophyse; lc = Fissura chorioidea; lo = Lobus olf.; it = Lamina terminalis; th = Thalamus opt.; tm = Taenia med.; p = Pons; rb = Randbogen Septum pellucidum (nach Marchand).

die im gleichen Gebiete auftretende Anlage des Balkens. Der dorsalwärts von der Concrescentia ziehende Dachteil der Schlussplatte, welcher schon dem Zwischenhirn zugezählt werden muss, wird als dünne Lamina chorioidea von dem Plexus chorioideus Ventr. III eingestülpt. Unmittelbar oberhalb dieses epithelialen Daches des unpaaren Ventrikels, parallel mit den Konturen des ersteren, erscheint an der Innenwand der Hemisphäre eine schmale, tiefe, in leichtem

Bogen verlaufende Furche, die Fissura chorioidea (Abb. 168). Die Fissur führt in eine enge, aber sehr bald tief werdende Höhle, deren Wandung, im Gegensatz zu der bereits mächtig gewordenen Wand der übrigen Hemisphärenbezirke, aus einer dünnen, einschichtigen Epithellamelle besteht. Dieser epitheliale Sack, die Lamina chorioidea der Seitenventrikel, wächst immer weiter in die Höhle der Seitenventrikel ein, wo sie sich allmählich zu einem mächtigen faltenreichen Gebilde entwickelt (Taf. 43). Indem durch die Fissura chorioidea schon frühzeitig Bindegewebe und Blutgefässe aus der primären Sichel eindringen, gestaltet sich das Gebilde zum Plexus chorioideus der Seitenventrikel. Die Fissura chorioidea, dessen vorderes Ende ungefähr in die gleiche Frontalebene mit dem Foramen Monroi fällt (Abb. 168), gewinnt caudalwärts gleichzeitig mit den entsprechenden Expansionen der Hemisphären immer mehr an Ausdehnung; auch der Verlauf der Fissur, welche an ihrem caudalen Ende den Konturen der Hemisphäre im allgemeinen parallel bleibt, erleidet eine ventralwärts gerichtete und endlich eine rückläufige Vorwärtskrümmung bei entsprechender Umbiegung des Schläfenlappens der Hemisphäre, wie sie bei höheren Formen und namentlich beim Menschen stattfindet. Die Ausdehnung des gefässhaltigen Plexus des Seitenventrikels entspricht im allgemeinen der Gesamtausdehnung der Fissura chorioidea, wenn auch die dem Schläfenlappen gehörende Partie desselben in ihrer Ausbildung sowohl zeitlich, als auch im definitiven Zustande im Vergleich zur cranialen Partie bedeutend zurücksteht (vgl. den Plexus chor. des Ammonshornes in Taf. 44).

Von ganz anderem Charakter als die Fissura chorioidea ist die der ersteren parallel verlaufende, etwas früher auftretende Fissura Hippokampi (s. Ammoni). Es ist eine breite und relativ flache Vor-

buchtung der im übrigen unveränderten, dicken Hemisphärenwand in das Lumen des Seitenventrikels (Taf. 43 und Abb. 170).

Der zwischen beiden Fissuren gelegene streifenartige Abschnitt der Hemisphärenwand, Randbogen genannt, wird in zweifacher Hinsicht von Bedeutung: aus dieser Region der Hemisphärenwand wachsen im weiteren die Commissurfasern des Balkens (Corpus callosum) hervor. Der der oberen Lippe der Fissura chorioidea unmittelbar anliegende Streifen, der Limbus, wird zur Verlaufstätte für die in cranio-caudaler Richtung verlaufenden Fornixfasern (Taf. 44). Der Hemisphärenwand fehlt an letzterer Stelle von vorneherein die Struktur der typischen Hirnrinde. Der für letztere typische, der Oberfläche parallel verlaufende Zellstreifen hört vielmehr mit einer hakenartigen Umbiegung mit der Ammonswindung zusammen auf. Innerhalb des zellarmen Gewebes des Limbus ist nun frühzeitig ein Faserbündel zu erkennen, welcher sich deutlich bis in die Gegend der Concrescentia prima verfolgen lässt, — die Faserung der Crura fornicis, nach hinten sich in die Fimbria fortsetzend. Indem sich nun die beiden Hemisphärenwände im Bereiche ihrer Randbögen, somit dorso-caudal von der Concrescentia, aneinander legen und zum Teil verkleben, entsteht sowohl das nach hinten an die Crura fornicis anstossende Septum pellucidum mit dem Ventriculus quintus, als durch Hervorsprossen transversaler Commissurenfasern aus den verklebten Stellen der Rinde, die erste Anlage des Balkens, welche dann weiter, wahrscheinlich sowohl cranialwärts als caudalwärts an Ausdehnung zunimmt (Abb. 170, Taf. 42). Es ist evident, dass durch die Ausbildung des Balkens das Dach des dritten Ventrikels von der Oberfläche abgeschnitten, das Bindegewebe der primären Sichel zurückgedrängt wird, und die bindegewebigen Bestandteile und Gefässe des unpaaren Ventrikels ihren Zusam-

menhang mit den Gehirnhüllen und Gefässen der Gehirnaussenfläche nur caudal vom hinteren Abschluss des Balkens, dem Splenium, behalten.

Durch gewaltige, in schnellem Tempo erfolgende Volumzunahme, welche hauptsächlich in caudaler Richtung erfolgt, überdecken die Hemisphären schon relativ frühzeitig das Zwischenhirn, das Mittelhirn und beim Menschen auch die Kleinhirnanlage. Es treten nun an der zunächst ganz glatten Hemisphärenoberfläche die einzelnen Gehirnfurchen in typischer Reihenfolge auf. Als erste Grosshirnfurche tritt bei allen Säugern die Fissura Hippocampi auf, welcher sich nach kurzer Zeit, ebenfalls an der Innenfläche der Hemisphäre auftretend, das Riechhirn abgrenzend, die Fissura prima hinzugesellt (Abb. 168). An der lateralen Hemisphärenfläche zeichnet sich von der Mitte des dritten Monats ab die Fossa Sylvii als eine zunächst sehr breite und wenig tiefe Einziehung des unteren Randes der Hemisphäre. Durch entsprechende Volumzunahme und schärfere Umbiegung des Schläfenlappens nach vorne wird die Fossa Sylvii verlängert und vertieft, bleibt jedoch noch lange Zeit relativ klaffend und lässt die Insel von aussen erkennen. Die nächsten der Reihe nach auftretenden Furchen sind der Sulcus centralis, die Fissura calcarina und Fissura parieto-occipitalis. Die definitive Ausbildung der Furchen und Windungen des menschlichen Gehirnes fällt in die fünfte Woche des extrauterinen Lebens.

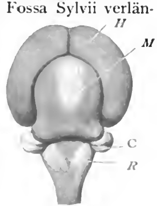


Abb. 171.
Gehirn eines Kaninchenembryo von 2 cm Länge — von hinten betrachtet — Mittelhirn (M) sehr mächtig ausgebildet. H = Hemisphaeren; C = Cerebellum; R = Rautengrube.

Die Wachstums- und Ausbildungserscheinungen der äusseren Formen der übrigen Abschnitte des Hirnstammes sind

Tab. 43.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo. Das Gehirn in der Gegend der Foramina Monroi getroffen. Der ziemlich weite Spalt zwischen den medialen Hemisphärenwänden, welcher von lockerem Bindegewebe ausgefüllt wird (primäre Sichel) führt uns auf das Dach des III. Ventrikels, welches von der Plexusbildung noch unberührt bleibt. Die Seitenwände des bereits engen mittleren Ventrikels sind die Thalami optici. Die Foramina Monroi in der Hauptsache durch gewaltiges Dickenwachstum des Gehirnbodens (Anlage des Corpus striatum) eingeengt. Oberhalb des For. Monroi sind die Plexus chorioidei der Seitenventrikel in Bildung begriffen. Es lässt sich der kontinuierliche Zusammenhang ihres bindegewebigen, gefässhaltigen Inhaltes mit dem Bindegewebe der primären Sichel erkennen. In den grossen Ganglienanlagen fallen die zahlreichen Blutgefässe auf, welche als Aufhellungen innerhalb der dichten Kernmasse erscheinen.

Fig. 2. Frontalschnitt eines etwas älteren Stadiums hinter den Foramina Monroi. Im Dach des Zwischenhirnes die beginnende Plexuswucherung zu erkennen.

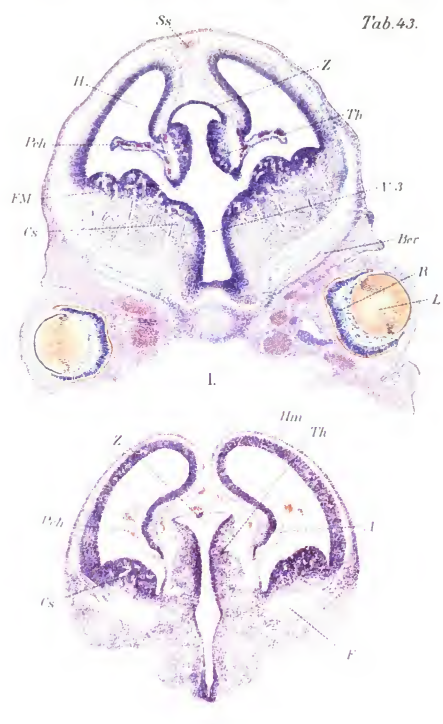
Fig. 1. Bcr = Basis cranii, Cs = Corpus striatum, H = Hemisphäre, FM = Foramen Monroi, L = Linse, Pch = Plexus chorioideus, R = Retina, S = Sinus sagittalis, Th = Thalamus opt., V_3 = Ventr. tertius, Z = Zwischenhirndach.

Fig. 2. A = Ammonshorn, Cs = Corpus striatum, F = Faserzüge, Hm = Hemisphären, Pch = Plexus chorioideus, Th = Thalamus opt., Z = Zwischenhirndach.

---

relativ einfacher Natur. Das Lumen des Zwischenhirnes wird schon frühzeitig durch das gewaltige Dickenwachstum seiner Seitenwände, des Thalamus opticus, sehr bedeutend, bis auf den engen dritten Ventrikel, reduziert. Indem die gewaltig anwachsenden Hemisphären und Stammteile des Vorderhirnes das Zwischenhirn von den Seiten einfassen, kommt es im menschlichen Gehirn zur völligen Verwachsung der lateralen Aussenfläche des Zwischenhirnes mit dem Corpus striatum. Das zwischenliegende Bindegewebe wird allmählich vollständig verdrängt, die Grenze zwischen beiden anliegenden Ganglienmassiven wird dauernd durch die Stria cornea markiert.

Tab. 43.



Die Umwandlungen des Mittelhirnes sind relativ einfacher und zum Teil regressiver Natur, indem der embryonal so mächtig entwickelte Gehirnabschnitt schon in den späteren Entwickelungsstadien auf einen relativ sehr unbedeutenden Teil des ganzen reduziert wird. Die Scheitelkrümmung wird nach und nach abgeflacht, das in die Scheitelspalte eindringende Bindegewebspolster atrophiert vollständig; das frühzeitig eintretende mächtige Dickenwachstum der ventralen Wände des Mittelhirnes, welches zur Bildung der Haube führt, verursacht gleichzeitig eine Einengung des weiten Lumens des Mittelhirnes zum unbedeutenden, im Querschnitt dreieckigen Aquaeductus Sylvii. Das Mittelhirndach wird durch zwei kreuzförmig gestellte seichte Furchen in den Vierhügelkörper umgewandelt. Abgesehen von der Verdickung der Mittelhirnwände durch Ausbildung der Ganglienanlagen und der inneren Bahnen, wird das Relief seiner ventralen Fläche sehr bedeutend durch die Ausbildung der mächtigen Faserbündel der Hirnstiele (Pedunculi cerebri) beeinflusst.

Das Hinter- und Nachhirn (Metencephalon und Myelencephalon) liefern Kleinhirn, Brücke und Medulla oblongata.*)

Schon frühzeitig fällt das primäre Hinterhirn (Metencephalon oder Rombencephalon) durch seine bedeutende Ausdehnung im transversalen Durchmesser und eine scharf begrenzte, rautenförmige Verdünnung eines Teiles seines Daches, der Bedeckung des flachen IV. Ventrikels auf. Ebenso auffallend und frühzeitig ist auch die wulstartige Verdickung der vorderen Begrenzung des rautenförmigen Feldes, die erste Anlage des Kleinhirnes. Diese Verdickung

*) An den Seitenwänden des Hinterhirnes zeigen sich schon frühzeitig konstante Einkerbungen, welche als Ausdruck seines segmentalen Baues angesehen und als „Neuromeren“ bezeichnet werden. (Taf. 26 Abb 179.)

Tab. 44.

Horizontalschnitt durch das Gehirn eines Kaninchenembryo (vgl. Taf. XLII). Der Schnitt berührt den obersten Teil der Concrescentia prima, die tiefste Schicht der Gehirnwand in der Scheitelkrümmung und den hintersten Teil des Mittelhirndaches.

A = Ammonshorn, C p = Concrescentia prima, Stg = Stammganglien, H. h. = Hinterhorn, F M = Foramen Monroi, F = Fornix, M = Mittelhirn, S = Sichel, R = Rinde, V_3 = Dritter Ventrikel.

---

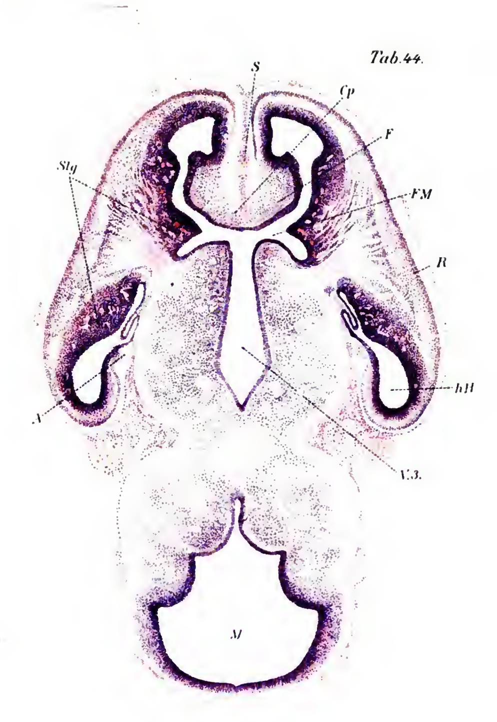
nimmt sehr bald an Durchmesser zu und gestaltet sich zu einer ziemlich scharf abgesetzten quer gestellten und lateralwärts stark vorspringenden Platte, an welcher bald ein schmälerer medialer Abschnitt, die Anlage des Wurmes, von keulenförmig angeschwollenen seitlichen freien Enden, den späteren Hemisphären, unterschieden werden kann. Cranialwärts geht die Kleinhirnanlage ganz kontinuierlich in das Dach des Mittelhirnes über. Die den Uebergang bildende Lamelle, welche sich allmählich ausdehnt und gleichzeitig verdünnt, liefert das Velum medullare ant., welches später von beiden Seiten durch die Faserbündel der Brachia conjunctiva flanquiert wird. Als vordere Marke des Velum medullare gegen das Mittelhirn ist schon ziemlich frühzeitig die Trochleariskreuzung zu unterscheiden. Die Furchenbildung des Kleinhirnes erfolgt ziemlich frühzeitig, wobei der Wurm den Hemisphären voraneilt. Die rautenförmige Deckmembran des Hinterhirnes wird durch Einwucherung von Gefässfaltungen von der Pia aus in den Plexus chorioideus des IV. Ventrikels umgewandelt (Taf. 42), ihre Peripherie liefert die Vela medullaria inf., den Obex und die Lingula.

Die Brücke tritt im menschlichen Gehirne im dritten Monat, zunächst als ganz schmaler Streifen auf, nimmt aber ziemlich schnell an Umfang zu.

Das Rückenmark.

In der Entwickelung des Rückenmarkes nehmen die Cyclostomen und Knochenfische eine Sonder-

Tab. 44.



stellung unter den übrigen Wirbeltieren ein, insofern als die Anlage der Medullarröhre, statt eines hohlen Kanals sich zu einem soliden Zellstrang gestaltet, in dessen Zellmasse zwar bei Petromyzonten, nicht aber bei Teleostiern die später auftretende Höhle an der bestimmten, gegen die Medianebene des Körpers gerichteten Symmetrie der Zellen erkannt werden kann. Die frühen Entwickelungsstadien des Rückenmarks der übrigen Wirbeltiere wurden in ihren allgemeinen Zügen bereits im allgemeinen Abschnitte geschildert.

Als ein soeben von der Epidermis abgeschnürtes epitheliales Rohr lässt die Rückenmarksanlage bei allen Wirbeltieren schmale und dünne, gewöhnlich aus einschichtigem Cylinderepithel bestehende Boden- und Dachplatte und mächtige aus mehrschichtigem oder mehrzeiligem Epithel zusammengesetzte Seitenplatten unterscheiden. Die Schilderung der Weiterentwickelung des Rückenmarks, die ja naturgemäss nur weniges über die Ausbildung der äusseren Form auszusagen hat, muss desto ausführlicher seine histologische Entwickelung berücksichtigen. Die Histogenese des Nervengewebes, wie sie aus der Untersuchung des Rückenmarkes erschlossen werden kann, findet in allen wesentlichen Zügen auch in der Entwickelung des Gehirnes ihre Wiederholung.

An der Seitenwand des Medullarrohres lassen sich schon früh drei bestimmte Zonen unterscheiden: die innerste, dem Zentralkanal anliegende Keimzone, die breitere, kernreiche Mantelschicht und die kernfreie Aussenzone, der sogenannte Randschleier, welcher erst auf etwas vorgerückteren Stadien an Breite zunimmt und einen bestimmteren Charakter erhält.

In der Keimschicht lässt sich eine typische Architektonik erkennen, welche den Aufbau des Medullarrohres schon frühzeitig als von gewöhnlichem Epithel abweichend erkennen lässt. Eine Reihe von lang

Tab. 45.

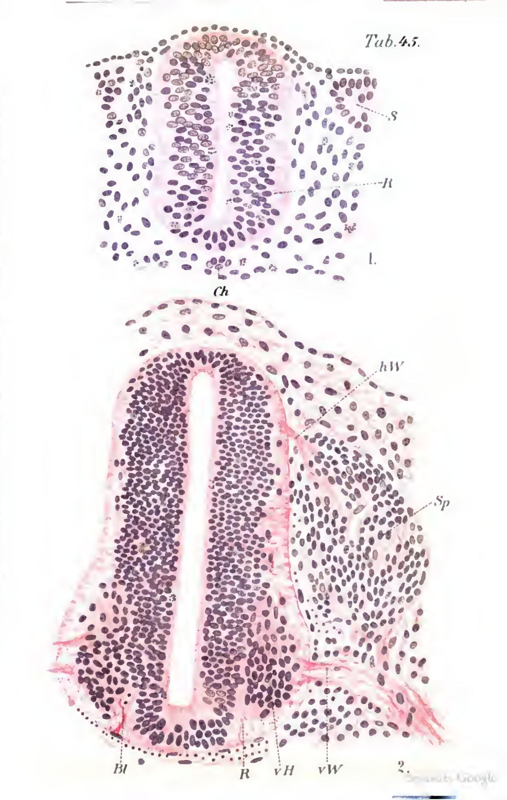
Fig. 1. Querschnitt durch das Rückenmark eines Kaninchenembryo von ca. 1,5 mm Länge. Zwischen Medullarrohr, Ektoderm und Somitenspitze lockere Zellhaufen welche als Anlage der Neuralleiste gedeutet werden dürfen.

Fig. 2. Querschnitt durch das Rückenmark eines Schafembryo. In der ventralen Hälfte des Rohres ist die erste Andeutung des Randschleiers und der Anlagen der motorischen Vorderhörner in Form unregelmässiger, nicht epithelial angeordneter Zellhaufen erkennbar. Von diesen Zellen entspringt die motorische Vorderwurzel. Der Nervenstamm besteht aus einzelnen Bündeln feinster Fibrillen und ist noch kernlos.

Fig. 1. Ch = Chorda, R = Randschleier, S = Somit.

Fig. 2. Bl = Blutgefäss, hW = hintere Wurzel, vH = Vorderhorn, vW = vordere Wurzel, R = Randschleier, Sp = Spinalganglien.

ausgezogenen, schmalen Zellen, welche in bestimmten Abständen voneinander liegen, bilden durch die trompetenartigen Erweiterungen ihrer zentralen Enden eine kontinuierliche scharfe Begrenzung für den Zentralkanal. In den Nischen, welche zwischen den erweiterten Enden dieser Zellen ausgespart bleiben, nisten sich zahlreiche Zellen von annähernd kugeliger Form ein, deren Mehrzahl sich in verschiedenen Stadien der Karyokinese befinden und Zellen, deren Plasmaleib in einen birnförmigen oder noch schmäleren, schwanzartigen, peripherwärts gerichteten Fortsatz ausgezogen, den Kern fast vollständig nackt lässt: es sind sogenannte Neuroblasten, die unverkennbaren jungen Ganglienzellen. Es zeichnet sich somit schon auf frühen Entwickelungsstadien ein scharfer Unterschied zwischen den späteren Ganglienzellen und den zuerst erwähnten langen Gerüstzellen, welche als Spongioblasten bezeichnet, das eigentümliche Stützgewebe des Zentralnervensystems, die Neuroglia, aus sich hervorgehen lassen. Die Keimzellen sind als indifferente Gebilde aufzufassen, aus denen sowohl Neuro- als Spongioblasten hervorgehen können. Die Mantelschicht besteht aus Spongioblasten und den zwischen dieselben eingestreuten


S
R
1.
Ch
hW
Sp
Bl
R
vH
vW
2.

Neuroblasten. Was den Randschleier betrifft, so ist sein epitheliales Gefüge nur auf sehr frühen Entwickelungsstadien nachweisbar. Es lassen sich in der Tat in demselben zarte Zellgrenzen erkennen, welche die kernfreie Zone als aus Fortsätzen der schlanken Spongioblastzellen, deren Kern in der Mantelschicht gelegen, bestehend erkennen lassen. Schon frühzeitig findet man jedoch diese Plasmazone in ein zartes, einheitliches, schwammiges, mit zahlreichen rundlichen Oeffnungen versehenes Feld umgewandelt, in welchem keine Zellterritorien mehr nachweisbar sind. Die bedeutende Breitenzunahme dieses kernlosen Feldes und sein immer zarter werdendes Gefüge sind ihrem Wesen nach noch wenig aufgeklärt; es ist möglich, dass die zarten Plasmazüge, welche das feine Netz des Randschleiers bilden, in analoger Weise, wie der Glaskörper des Augapfels von den Retinazellen, von den äusseren Enden der Spongioblasten gewissermassen ausgesponnen werden, indem einzelne, zarte Fäden von der Zelloberfläche, wie eine Art Ausscheidungsprodukt hervorwachsen und sich zu einem dichten, unentwirrbaren Netz verbinden.

Die Wachstumsvorgänge in der Mantelschicht und Randschleier der Seitenplatten führen zu bedeutender Verdickung ihrer Wände, welcher, da die Dach- und Bodenplatte in ihrem ursprünglichen Zustande verharren, eine weitgehende Umgestaltung des Querschnittes des Medullarrohres folgen muss. An der ventralen und dorsalen Fläche des embryonalen Rückenmarkes springen die Seitenplatten wulstartig vor, wodurch die Dach- und namentlich die Bodenplatte in die Tiefe versenkt erscheinen (Taf. 46). Die Zellen der letzteren behalten ihren rein epithelialen Charakter und werden allmählich in das typische Ependym des Zentralkanals umgewandelt. Die bereits typisch ausgebildete Pia, welche in sehr inniger Weise

Tab. 46.

Querschnitt durch die Wirbelsäule und das Rückenmark eines Kaninchenembryo von 2 cm Länge. Das Rückenmark ist durch Präparation etwas geschrumpft. Im Rückenmark ist der noch sehr weite, mit Ependym bekleidete Zentralkanal zu erkennen. In der grauen Substanz lassen sich bereits die motorischen Vorderhörner und die Hinterhörner, namentlich die zellenreiche Substanz Rolandii unterscheiden. Der Randschleier noch völlig kernfrei.

Das Rückenmark ist von lockerem, gefässhaltigen Bindegewebe umgeben, welches namentlich in der Gegend des Sulcus ant. mit demselben in innige Beziehung tritt und die Hirnhäute aus sich hervorgehen lässt. Beiderseits Spinalganglien mit starken dorsalen Wurzeln. Von der Wirbelsäule ist ein Teil der knorpeligen Bögen getroffen, welche durch eine bindegewebige Membrana reuniens untereinander verbunden sind. Dem Wirbelkörper schliessen sich Rippen an, eine Gelenkhöhle fehlt noch.

B = Wirbelbogen, C c = Canalis centr., Ch = Chorda dors., G = Gelenkanlage, h W = hintere Wurzel, Mr = Membrana reuniens (der Bezeichnungsstrich zu tief nach unten geführt), Sa = Sulcus ant., Sp = Spinalganglien, SR = Substantia Rolandi, R = Rippe, vW = vordere Wurzel, W = Wirbelkörper.

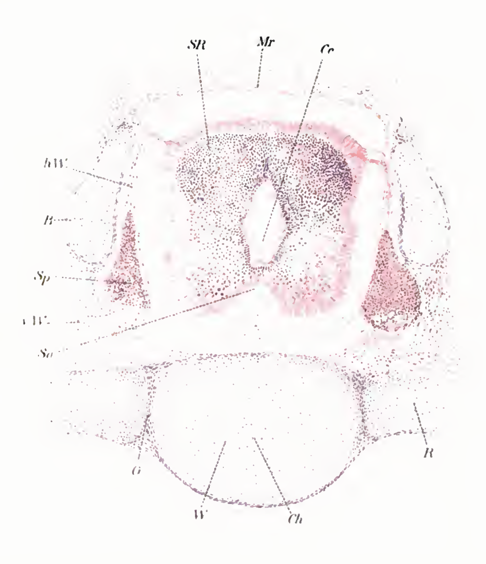
Tab. 47.

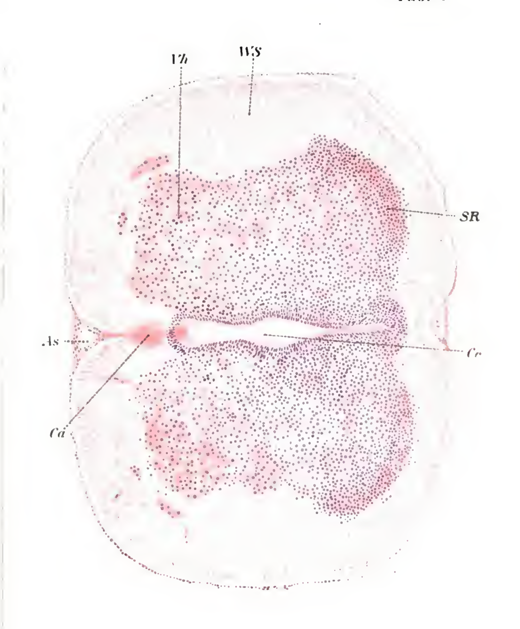
Querschnitt durch das Rückenmark eines Rindsembryo. Der Zentralkanal beginnt in der dorsalen Partie durch Aneinanderlegen seiner Wände sich einzuengen. In den Vorder- und Seitenhörnern sind blasse, grössere, den Neuroblasten gehörende Kerne zu erkennen. Die Konturen der hinzugehörigen Zelleiber sind jedoch nicht zu unterscheiden. Die weisse Substanz besteht aus dichten Massen feiner markloser und kernloser Fibrillen, und ist in regelmässige, annähernd radiäre Züge zerklüftet. Die vordere und hintere Fissur des Rückenmarkes sind in Entstehung begriffen.

Ca = Commissura ant., Cc = Canalis centr., As = Art. spinalis ant., SR = Substantia Rolandi, Vh = Vorderhorn, WS = weisse Substanz.

---

namentlich mit den Elementen der Bodenplatte und Dachplatte zusammenhängt, wird bei Versenkung derselben zwischen den vorragenden Wülsten der Seitenplatte lamellenartig ausgezogen und füllt dauernd


SR
Mr
Ce
hW.
B
Sp
vW.
Sa
G
W
Ch
R


Vh
WS
SR
As
Cc
Ca

die Fissura anterior aus. Der Zentralkanal, dessen Begrenzung durch die Pfeiler der Spongioblasten einen immer deutlicher werdenden ependymatösen Charakter gewinnt, bietet sehr grosse Variationen seiner Konfigurationen sowohl innerhalb verschiedener Species als auch in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes eines gegebenen Individuums. Seine Einengung geht sowohl durch Zurückbleiben im Wachstum als namentlich auch durch ausgiebige Verwachsung seiner Wände in der Mittellinie vor sich (Taf. 47). Als Residuum dieses Vorganges bleibt dauernd das Septum posterius bestehen.

In der Zellmasse der Mantelschicht findet unterdessen neben intensiver Vermehrung ihrer Elemente eine typische Differenzierung derselben und räumliche Sonderung einzelner Zellmassen statt, welche immer schärfer die spätere Konfiguration der grauen Substanz erkennen lassen. Der dorsalste Abschnitt gestaltet sich zu breiten, kappenartig aufsitzenden Massen ungemein zahlreicher und kleinkerniger Elemente, der Anlage der Substantia gelatinosa Rolandii. Im ventralen Abschnitte treten mächtige Zellanhäufungen, die späteren Vorderhörner, auf. Die Neuroblasten zeichnen sich immer schärfer durch die Grösse ihres Kernes und die bedeutende Plasmamasse ihres Leibes aus der indifferenten Zellmasse der jungen grauen Substanz hervor. Am weitesten in ihrer Ausbildung fortgeschritten erweisen sich dabei stets die grossen motorischen Zellen der Vorderhörner.*)

Die Ausbildung der weissen Substanz des Rückenmarkes, des Complexes seiner Nervenfasern, fällt in die zweite Etappe der Entwicklung. Sowohl aus den verschiedenen Systemen der Ganglienzellen

*) Einige neuere Angaben lassen es als nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass manche Ganglienzellen nicht durch Umwandlung eines einzelnen Neuroblasten, sondern durch Verschmelzung mehrerer Individuen entstehen.

des Rückenmarkes, wie aus den Spinalganglien wachsen feine, marklose Nervenfasern in den Randschleier hinein, wo sie in seinem Maschenwerk präformierte freie Räume vorfinden. Am frühesten treten Faserkomplexe in den späteren Grundbündeln des ventralen und dorsalen Stranges auf, die Region der Seitenstränge und namentlich der späteren Pyramidenbahnen bleibt noch lange faserfrei. Die Anlage der ersten Faserkomplexe der weissen Substanz fällt beim Menschen in den dritten Monat; im Verlaufe des sechsten Foetalmonats sind alle Bahnen der weissen Substanz angelegt, wenn auch noch marklos. Die weisse Substanz bleibt jedoch vollständig kernfrei. Die Kerne treten erst später auf, unmittelbar vor und während der Anlage der Markscheide. Ihre Herkunft ist noch nicht genügend aufgeklärt; sehr auffallend ist auf diesen Stadien die regelmässige Zerklüftung der weissen Substanz in einzelne feine, radiärgestellte Lamellen (Taf. 47).

Die Markumhüllung der Nervenfasern geschieht in strenger Reihenfolge der einzelnen Systeme, wobei als Regel gelten kann, dass ein ganzes System sich gleichzeitig mit Myelin überzieht und dass die ältesten Fasersysteme auch am frühesten einen Myelinüberzug erhalten. Am spätesten markhaltig wird die Pyramidenbahn, deren Umscheidung erst im letzten Foetalmonat, sogar zum Teil erst extrauterin vollendet wird.

Die histogenetische Ausbildung der Neuroblasten zu fertigen Ganglienzellen sei hier mit einigen Worten berührt: Das ausserordentlich spärliche und einseitig angesammelte Protoplasma der Neuroblasten nimmt an Menge ganz ausserordentlich zu, da ja die ausgebildeten Ganglienzellen zu den plasmareichsten Zellen des Körpers gehören. Der Achsenzylinderfortsatz erscheint stets am frühesten, die Plasmafortsätze erst viel später. Der Kern verliert seine längliche Form, wird regelmässig kugelig; die Chroma-

tinstruktur erleidet typische Veränderungen, indem die Quantität des Basichromatins bedeutend abnimmt, die zahlreichen nucleolenähnlichen Körper der Neuroblasten durch einen einzigen, sehr voluminösen Nucleolus ersetzt werden. Die Nisslsche Substanz tritt in der Regel zuerst an den peripheren Partien des Zelleibes auf. Die Herkunft derselben ist noch nicht genügend aufgeklärt.

Nervenstämme und Ganglien.

Die Histogenese der Nervenfaser ist trotz fortgesetzter eifriger Forschung immer noch Gegenstand der lebhaftesten Kontroversen, welche nicht nur Detailfragen, sondern sogar Hauptpunkte in der Anlage derselben strittig machen.

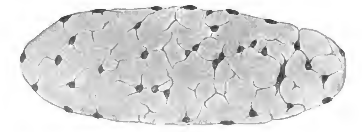


Abb. 172.

Querschnitt durch den Vagusstamm eines Hühnerembryo. Die homogen dargestellten grauen Felder bestehen in Wirklichkeit aus dichtgedrängten feinsten Fibrillen. Ein Netz von bindegewebigen Scheidewänden ist im Begriff, den Nerv in einzelne Faserbündel zu zerklüften, von denen einige in etwas älterem Stadium in Tafel 48, Fig. 3 dargestellt sind (zu beachten, dass die Nervenfelder völlig kernfrei sind).

Aus den Vorderhornzellen des Rückenmarkes wachsen ziemlich frühzeitig zarte Plasmafäden hervor, welche, das Rückenmark verlassend, die motorischen Vorderwurzeln, den Anfang der peripheren Nervenstämme, bilden (Taf. 45, Fig. 2). Ebenso wachsen aus den bipolaren Ganglienzellen der Spinalganglien, deren Entstehung weiter unten geschildert werden soll, sowohl zentripetalwärts

Tab. 48.

Fig. 1. Längsschnitt durch die ventrale Wurzel eines spinalen Nerven von einem Selachierembryo. Der Ursprung der Nervenfasern von Neuroblasten und der Verlauf der ersteren innerhalb des Rückenmarkes sind nicht deutlich unterscheidbar. In seinem extramedullären Verlauf zeigt sich der Nervenstamm auf eine sehr weite Strecke vollständig kernfrei und aus Bündeln feinster Fibrillen zusammengesetzt. Mehrere mesenchymartige Zellen legen sich dem Stamm an und liefern späterhin seine Hüllen.

Fig. 2. Querschnitt durch eine motorische spinale Wurzel eines jungen Schafembryo (vgl. Fig. 2, Taf. XLV). Unregelmässig konturierte, blasse Plasmamassen, welche ohne scharfe Grenzen zwischen Mesenchymzellen eingebettet liegen und einige angelagerte Kerne in sich fassen. Spätere Entwicklungsstadien, vgl. Textabb. 172, ergeben jedoch, dass die angrenzenden Kerne den bindegewebigen Umscheidungselementen angehören.

Fig. 3. Einige Primitivfaserbündel aus dem Vagus eines Rindsembryo im Querschnitt. Die Nervenfaserbündel noch kernfrei (vgl. Abb. 172).

Fig. 1. E = Tunica elastica, Ch = Chordaepithel, M = Medullarröhre, S = Schwannsche Kerne, So = Somit.

Fig. 3. Bl = Blutgefäss.

---

als hintere Wurzeln des Rückenmarkes, als zentrifugalwärts Nervenfasern hervor. Die grosse, bis jetzt noch umstrittene Frage dreht sich um den kardinalen Punkt, ob eine junge Nervenfaser, welche ja in den Extremitätennerven eine ungeheure Länge erreicht, als Auswuchs, Fortsatz einer einzigen Ganglienzelle auswächst, mit welchem zusammen die ausgebildete Faser das sogen. Neuron bildet, oder ob die Ganglienzelle, z. B. die Vorderhornzelle, nur das erste Glied einer ungeheuren Zellenkette bildet, von denen jedes einem segmentalen Abschnitt der Nervenfaser entsprechen soll. Die Segmentierungen der Nervenfaser, allerdings nicht des Achsenzylinders derselben, kommen ja sowohl in den Ranvierschen Einschnürungen, resp. Unterbrechungen der Markscheide, als in der Anordnung der


M
S
Ch
E
So
Bl
1.
2.
3.

Schwannschen Kerne zum Ausdruck. Von den zahlreichen Vertretern der letztgenannten Ansicht wird vorwiegend die wichtige Tatsache ins Feld geführt, dass die erste Anlage der Nerven bei verschiedensten Wirbeltieren als eine Kette von spindelförmigen Zellen (vgl. Taf. 14, Fig. 1) auftritt und die Nervenfasern sich innerhalb dieser Anlage erst viel später ausbilden. So unbestritten diese erste Tatsache sein mag, so wenig überzeugend ist die Schilderung selbst der Entstehung der Nervenfasern aus und innerhalb dieser Zellenkette. Indem die einzelnen Zellen sich bedeutend strecken, soll in ihrem Leibe ein feiner, stark lichtbrechender Faden auftreten, welcher, allmählich an Breite zunehmend, schliesslich mit dem Achsenzylinder identifiziert werden könnte. Der Rest des Zellplasmas und ihre Oberfläche sollen die Schwannsche Scheide mit dem Kern und ausserdem, als Ausscheidungsprodukt, die Myelinscheide liefern.

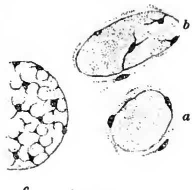


Abb. 173—175.

Querschnitte durch drei Nervenfaserbündel von Schalembryonen: a = jüngstes Stadium (vgl. Talel 48, Fig. 3). Das ganze Feld kernfrei, von einer Endoneurumlamelle umgeben. t = beginnende Einwucherung derselben; c = Fortsetzung desselben Vorganges: die einwuchernden Lamellen runden sich zu geschlossenen Röhren, (im Querschnitt Kreisen) den Schwann'schen Scheiden ab.

Zu Gunsten der unicellulären Herkunft der Nervenfasern lassen sich dagegen zahlreiche Tatsachen anführen, welche in ihrer Eindeutigkeit eine viel grössere Beweiskraft beanspruchen können und auch für das primäre Auftreten der Zellenkette eine befriedigende Erklärung zu liefern vermögen. Nachdem die ersten zarten Faserzüge, oder richtiger, ganz unbestimmt konturierte Plasmaströme, in der Bahn der Nervenanlage aufgetreten (Taf. 48, Fig. 2) und

an Masse zunehmen, werden die Zellen der ursprünglichen Kette sehr bald zur Seite geschoben und aus jeder direkten Berührung oder Nachbarschaft mit den Plasmazügen verdrängt. Nachdem sich nämlich die formlose Fasermasse in einzelne scharf begrenzte und sogar umscheidete Komplexe gesondert hat, erweisen sich letztere als vollständig kern-, resp. zellfrei; die einzigen innerhalb des Faserbündels verstreuten Kerne gehören der Umscheidung dieser primären Faserbündel und dürfen mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der primären „Zellenkette“ herrühren. Es besteht somit ein Entwickelungsstadium der peripheren Nervenstämme, wo dieselben aus völlig zellfreien Plasmazügen bestehen. Wenn somit die primären Zellketten überhaupt zur Verwertung gelangen, so können sie nur als umscheidende Zellen betrachtet werden. Die Plasmazüge lassen sich aber kontinuierlich bis an ihre Ursprünge von den dorsalen oder ventralen Wurzeln verfolgen. Die Versorgung der zell- und kernlosen Nervenfasern mit ihren Schwannschen Kernen ist ein sekundärer Vorgang, welcher sich in allen Einzelheiten verfolgen lässt. Indem von der Umscheidung der primären zellfreien Nervenfaserbündel feine, lamellöse Scheidewände mit Kernen in das Innere des Bündels eindringen, wird derselbe in immer feinere Komplexe zerklüftet, bis schliesslich innerhalb jeder sich mittlerweile zu einem Rohr abgerundeten Scheidewand ein Plasmastreifen befindet, welcher einer Nervenfaser, d. h. einem Auswuchs einer einzelnen Ganglienzelle entspricht. Die zunächst noch marklose Faser wird somit zuerst von der Schwannschen Scheide umgeben; die Myelinscheide tritt erst später in Form eines feinsten, kaum merkbaren, aber ganz regelmässigen kontinuierlichen Ueberzuges auf. Die Herkunft des Myelins ist noch strittig, obwohl aller Wahrscheinlichkeit nach die Substanz der Nervenfaser an ihrer Ausbildung in

erster Linie beteiligt ist; erst nachdem das Myelin sich aus der Substanz derselben abgeschieden, kann von einem definitiven Achsenzylinder gesprochen werden.

Das Anlagematerial für Spinalganglien lässt sich auf ziemlich frühe Entwickelungsstadien zurückverfolgen. Zur Zeit der Abschnürung der Medullarröhre vom Ektoderm schieben sich von der Abschnürungsstelle zwischen die beiden Gebilde, Zellgruppen hervor, welche eine mehr oder weniger kontinuierliche Leiste beiderseits von der Mittellinie, dem Dorsalrand der Medullarröhre anliegend — die Neuralleiste — bilden. Indem die segmentale Gliederung derselben immer deutlicher wird, löst sich schliesslich das Material der einheitlichen Zelleiste in einzelne, segmentale Zellhaufen, sogenannte Spinalknoten, auf, welche aus ihrer ursprünglichen Lage ventralwärts wandern und zu beiden Seiten des Medullarrohres ihre definitive Lage einnehmen.

Die Entstehung der Neuralleiste der Amnioten scheint eine in mancher Hinsicht etwas abweichende zu sein. Zur Zeit der Abschnürung der Medullarröhre von dem Ektoderm ist keinerlei Zelleiste zwischen beiden wahrzunehmen. Kurz nach vollendeter Natbildung des Medullarrohres treten dagegen lose Zellhaufen aus dem epithelialen Verbande desselben, wahrscheinlich aus der dem Natverschluss unmittelbar anliegenden Region, hervor und liefern eine unregelmässige, lockere Neuralleiste, welche durch eine Zellkette mit ihrem Mutterboden verbunden bleibt.*)

Die Elemente der Spinalknoten sind annähernd kugelige Zellen, welche schon frühzeitig lange plasmatische Auswüchse aussenden und dadurch zu bi-

---

*) Aus den Elementen der Neuralleiste scheinen nach neueren Untersuchungen auch die mesenchymartigen Schwannschen Zellen zu stammen.

polaren, spindelförmigen Neuroblasten werden. Die Nervenfortsätze sind dorsalwärts, gegen das Rückenmark zu, und ventralwärts in der Richtung der ventralen Nervenwurzeln gerichtet. Die dorsalen Fortsätze erreichen die dorsale Partie des Medullarrohres, wachsen in dasselbe hinein und liefern die dorsale Wurzel. Die ventralwärts ausgesandten Fortsätze erreichen die ventrale, motorische Nervenwurzel des Rückenmarkes und vermischen sich mit derselben zu einem einheitlichen gemischten peripherwärts ziehenden Nervenstamm. Der bipolare Zustand der Neuroblasten ist vorübergehender Natur und weicht der definitiven, sogenannten pseudo-unipolären Form derselben, indem die beiden Pole der Zelloberfläche entlang einander zuwandern und schliesslich an ihrer Basis miteinander verschmelzen und von diesem so gebildeten „Ursprungskegel" die Nervenfortsätze rechtwinklig in entgegengesetzter Richtung abknicken.

Kopfnerven.

Wenn wir den physiologischen Charakter der Kopfnerven mit demjenigen der spinalen Nervenstämme vergleichen, so ist schon a priori zu erwarten, dass die Entwickelung der ersteren einen von den letzteren etwas abweichenden Weg einschlagen muss; sind ja in der Tat alle spinalen Nervenstämme gemischten Charakters, da sie durch Vermischung motorischer ventraler mit sensiblen dorsalen Wurzeln entstehen. Unter den Kopfnerven kennen wir dagegen neben solchen gemischten Charakters (V, VII, IX, X) auch rein sensorische (I, II, VIII) und rein motorische Stämme (III, IV, VI, XI, XII). Wenn die Anwesenheit der letzteren zwei Gruppen auf den Umstand zurückgeführt werden könnte, dass die motorischen Stämme der dorsalen sensiblen Wurzeln völlig entbehren, die

rein sensorischen Sinnesnerven (I, II, VIII) nur sensible Wurzeln mit zugehörigen Ganglien (Gangl. spirale cochleae und die übrigen Ganglien des Labyrinthes, die Ganglienschicht der Retina, die peripheren Nervenzellen in der Riechschleimhaut) besitzen, so bedarf der gemischte Charakter der übrigen Kopfnerven einer speziellen Erklärung, wenn nicht die Gültigkeit der Bellschen Regel für die Kopfnerven zurückgewiesen werden soll. Für ihre sensiblen Anteile besitzen die gemischten Kopfnerven mächtige Ganglien, welche in jeder Hinsicht den Spinalganglien gleichgestellt werden dürfen und in ähnlicher Weise wie letztere aus der Neuralleiste entstehen. Die motorischen Fasern derselben, welche das Gehirn vereint mit den sensiblen verlassen, entspringen ihrerseits aus speziellen motorischen Kernen, welche in jeder Hinsicht den motorischen Vorderhörnern des Rückenmarks entsprechen. Es lässt sich demnach das abweichende Verhalten der motorischen Partien auf folgenden Umstand zurückführen: Die im Vorderhorn des Rückenmarkes verlaufende kontinuierliche Reihe motorischer Wurzelzellen zerfällt, in die Medulla oblongata angelangt, in zwei Längsreihen von einzelnen voneinander getrennten Kernen. Die eine ventral verlaufende Reihe bildet gewissermassen die direkte Fortsetzung der spinalen motorischen Reihe und fasst in sich die Gruppe der rein motorischen Kopfnerven (XI, XII, VI, IV, III). Die sich mehr dorsalwärts begebende Seitenreihe besteht aus den motorischen Kernen für X, IX, VII, V und unterscheidet sich von der letztgenannten nur darin, dass sie ihre Fasern nicht durch die ventralen, sondern durch die dorsalen Wurzeln entsendet. Es ist ferner noch der bemerkenswerte Umstand zu beachten, dass die ventrale Nervengruppe in völliger Uebereinstimmung mit spinalen Nerven nur die aus den Kopfsomiten entstandene Muskulatur versorgt (Augenmuskeln, Kopfhalsmuskeln,

Zunge). Die aus den Seitenplatten stammende Kopfmuskulatur wird nur aus der dorsalen Kerngruppe versorgt, wobei die Muskulatur des Kieferbogens vom Trigeminus, diejenige des Zungenbeinbogens vom Facialis innerviert wird.*)

Die Genese der sensiblen Partien der Kopfnerven bietet ihrerseits recht bedeutende Eigentümlichkeiten. Die Elemente der Neuralleiste, welche in einige gesonderte Massen für die Anlagen der Trigenminuskerngruppen, der Acustico- facialis und der Vagusglossopharyngeusgruppe zerfallen, bilden neben unbedeutenden und vorübergehend existierenden Ganglien welche nach Art der spinalen zwischen Gehirn und Kopfsomiten liegen, mächtige Zellmassen, welche lateral von den Somiten gelegen in direkten Kontakt mit dem Ektoderm kommen und die eigentlichen bleibenden Kopfganglien liefern. Dieses „branchiale" System ist vor allem durch die direkte Beteiligung der Elemente der Epidermis an der Ausbildung der Ganglien von Interesse. An der Anlagerungsstelle der „Hauptganglien" an die Epidermis, bildet letztere eine eigentümliche Verdickung, sogenannte „Plakode", welche ihre Elemente zum Teil dem Hauptganglion abgibt, bevor dasselbe sich von der Körperoberfläche wiederum ablöst und in die Tiefe rückt. Es entsteht demnach aus dem Kopfektoderm eine Reihe spezieller Organe, Plakoden, zu denen auch die Anlage des Riechorgans, als Riechplakode, der Linse und des Ohrbläschens hinzugerechnet werden können. Durch die Bildung der „Hauptganglien" wird das Material der Neuralleiste noch nicht erschöpft; es wandern deren Elemente dicht unter der Epidermis ventralwärts und liefern in der Nähe des

* Es erklärt sich daraus, wieso der zum Hammer (einem Derivat des Kieferhogens) gehörende M. Tensor Tympani vom V., der M.stapedius (zum Steigbügel, einem Derivat des Zungenbeinbogens gehörig) vom VII. inneriert wird.

dorsalen Randes der Kiemenspalten eine Reihe sogenannter Epibranchialganglien.

Die Entwickelung des sympathischen Nervensystems schliesst noch manche dunkle Punkte in sich ein. Für niedere Vertebraten kann es allerdings als bewiesen angesehen werden, dass die Ganglien des Grenzstranges durch Wucherung und Abschnürung eines Zellmaterials von den ventralen Enden der Spinalganglien entstehen. Die Verbindung der einzelnen Zellanhäufungen zum Grenzstrang, sowie die Herstellung der Rami communicantis erfolgt durch Auswachsen von Nervenfortsätzen aus den die Haufen zusammensetzenden Neuroblasten.

Kapitel X.

Entwicklung der Sinnesorgane.

Entwicklung des Geruchorgans.

Mit Ausnahme der Fische ist das die Riechschleimhaut beherbergende Organ der Wirbeltiere auch mit einer zweiten Funktion, dem Durchleiten der Luft zum Atemorgan betraut. Es ist demgemäss bereits in den frühesten Entwickelungsstadien desselben, sowie in seinem relativ niedrigsten Ausbildungsgrad ein allgemeiner Zug des Bauplanes zu erkennen, welcher sich darin äussert, dass äussere Oeffnungen, Nasenlöcher (Narinen) in kanalartige Lumina einführen, welche durch innere Oeffnungen, sogenannte Choanen, mit der Rachenhöhle kommunizieren. Bei reinen Kiemenatmern dagegen münden unter Umständen beide Oeffnungen der Kanäle ausserhalb der Mundhöhle, da ja jeder funktionelle Zusammenhang des Geruchorgans mit den Atemorganen fehlt.

In der ersten Anlage des Riechorganes lassen sich in der Wirbeltierreihe zwei Typen aufstellen, zwischen welchen ein genetischer Zusammenhang wohl vielfach angenommen wurde, jedoch kaum zu behaupten ist. Die erste Anlage, das sogenannte Riechfeld oder Riechplakode, kann nämlich unpaar sein und erst nachträglich sich paarig gestalten (Monorhinie) oder von vorneherein in zwei seitlich gelegenen unabhängigen Riechfeldern auftreten (Amphirhinie).

Ersterer Typus ist nur bei Cyclostomen vertreten, letzterer bei sämtlichen übrigen Wirbeltieren. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass Angaben über das kurze vorübergehende Bestehen eines einzigen unpaaren Riechfeldes auch innerhalb der Repräsentanten der Amphirhinen gemacht wurden, wobei allerdings das frühzeitige Auftreten der paarigen Riechgruben den ursprünglichen Zustand recht bald verstreichen lässt.

Der Ort des ersten Auftretens der Riechplakode ist das vorderste Ende des Kopfes, in der nächsten Nachbarschaft oder vielleicht an der Stelle des letzten Zusammenhanges des Gehirnrohres mit dem Ektoderm (Neuroporus ant.). Es dürfte auf diesem Zusammenhang auch die Tatsache beruhen, dass die Riechschleimhaut neben Epidermiszellen auch echte Nervenzellen einschliesst.

Die Riechplakode hebt sich durch die Mächtigkeit ihres Epithelpolsters von der benachbarten flachen bis kubischen Epidermis deutlich ab. Durch weitere Wucherung des Epithels wölbt sich in das anliegende Mesenchym eine solide oder hohle Knospe, die Anlage der Riechgrube, vor (Taf. 49, Fig. 2). Die weitere Ausbildung des Geruchorganes bei den Fischen, welcher ja ohne Durchbruch in die Mundhöhle verbleibt, besteht in Faltenbildung des Epithels (Taf. 49, Fig. 1) und in partieller Verklebung zweier lippenartiger Wülste der äusseren Umrandung der Grube, wodurch zwei getrennte Zutrittöffnungen zu jeder Riechgrube entstehen.

Die Amphibien schliessen sich bereits den höheren Wirbeltieren an, insofern als bei ihnen die als Blindsäcke entstehenden Riechgruben ziemlich frühzeitig in die Tiefe, dem Kopfdarme entgegenwachsen und in denselben durchbrechen; es entstehen dadurch echte Choanen, welche durch leistenartig vorspringende Auswüchse der „Gaumenfalte" zum Teil überdeckt werden.

Tab. 49.

Fig. 1. Schnitt durch die Riechgrube eines Selachierembryo. Das Riechepithel unterscheidet sich noch nicht von der Epidermis. Epithelfalten.

Fig. 2. Riechgrube eines Tritonembryo. Das Epithel ist ausserordentlich mächtig, deutlich radiär angeordnet.

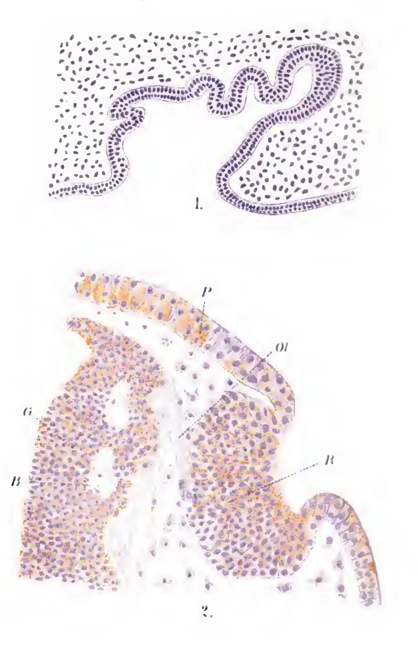
Fig. 2. B = Blutgefässe, G = Gehirn, Ol = Olfactorius, P = Pigment, R = Riechgrube.

Die Bildung des Geruchorganes der Amnioten bringt neue wichtige Momente mit sich, indem die bereits bei Amphibien auftretenden Choanen bei Amnioten mit der Bezeichnung der „primitiven" belegt werden müssen, ebenso wie der Boden — der die primitiven Nasenhöhlen bildende Gaumen — ebenfalls nur ein primitiver oder provisorischer ist. Die definitive Ausgestaltung der Nasenhöhle wird vielmehr erst durch Hervorwachsen horizontal gestellter, von den Oberkieferfortsätzen ausgehender Gaumenleisten oder Platten durchgeführt (Taf. 50), welche gegen die Medianebene vorwachsend und in derselben partiell (Sauropsiden) oder vollständig (Säuger) verwachsend einen Teil der Rachenhöhle zum Bestandteil der Nasenhöhle stempeln und als Mündungen der letzteren in den Rachenraum die definitiven Choanen schaffen.

Es kommen ausserdem als neue Momente die innere Ausgestaltung der Nasenhöhle durch sogenannte Muscheln und die Bildung der äusseren Nase bei den Säugern hinzu.

Wir wollen etwas genauer auf die Entwickelungsvorgänge des Geruchorgans der Säuger und speziell der Menschen eingehen.

Die erste Anlage des Riechorganes, die Riechplakoden, sind ziemlich frühzeitig, vor dem Sichtbarwerden eines Linsengrübchens zu erkennen (Taf. 41, Fig. 2). Die flachen Felder vertiefen sich bald zu Gruben und schliesslich zu tiefen Taschen, den primitiven Nasenhöhlen. Die Nasenlöcher, welche noch


1.
P
Ol
G
B
R
2.

weit lateralwärts liegen, werden durch einen breiten, stark vorgetriebenen Stirnfortsatz voneinander getrennt. Indem die Ränder der Nasenlöcher sich wulstartig erheben, zeichnen sich dieselben bald als medialer und lateraler Nasenfortsatz aus, welche mit ihren unteren Rändern zur Verschmelzung kommen.

Die wulstartige Begrenzung der Nasenlöcher sowie der Nasenhöhlen selbst wird übrigens erst durch Hinzutritt der Oberkieferfortsätze vervollständigt. Verfolgt man nun die primitiven Nasenhöhlen in die Tiefe, so sieht man, dass sich dieselben gegen die Mundhöhle richten und bei ihrem Vordringen bald nur noch durch ein ganz dünnes Häutchen, die Membr. bucco-nasalis, von letzterer geschieden bleiben (Abb. 176 und 177). Reisst auch diese ein, so ist die Verbindung der Nasenlöcher mit der Rachenhöhle durch die „primitiven" Choanen vollzogen. Es schliesst sich nun die Bildung des sekundären Gaumens an, indem von der Innenseite der Oberkieferfortsätze sagittal verlaufend horizontal gestellte Gaumenleisten vortreten, welche bis tief in den Pharynx hinab reichen. Die Gaumenplatten verschmelzen im grössten vorderen Teil in der Mittellinie miteinander (Taf. 50) und bilden den späteren harten und weichen Gaumen bis zur Uvula. Der hintere Teil der Gaumenplatten bleibt als Gaumenbogen bestehen. Indem nun von der Medianlinie der Schädelbasis eine sagittal gestellte vertikale Leiste als Septum narium herunter-

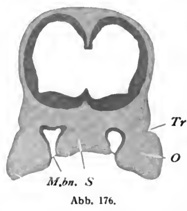


Abb. 176.

Frontalschnitt durch den Kopf eines 9 mm langen Kaninchenembryo. M.b.n. = Membrana bucco-nasalis; O = Oberkieferfortsatz; Tr = Tränenfurche; S = Septum narium (aus O. Schultze).

Tab. 50.

Fig. 1 u. 2. Zwei Frontalschnitte durch den Vorderkopf eines Schafembryo von 1,5 cm Länge. Die Bildung des definitiven Gaumens ist in den vorderen Partien im Gang, mehr nach hinten vollendet. Et = Ethmoidknorpel, G = Anschnitt der Hemisphären, Ga = Gaumenplatten, DS = Ductus Whartonii, Ja = Jacobsohnsches Organ, Mc = Meckelscher Knorpel, Ma Mandibularknochen, Mu = Muschel, N = Naht der Gaumenplatten, Ro = Regio olf., Se = Septum narium, Uk = Unterkiefer, u. Na = unterer Nasengang, Z = Zunge.

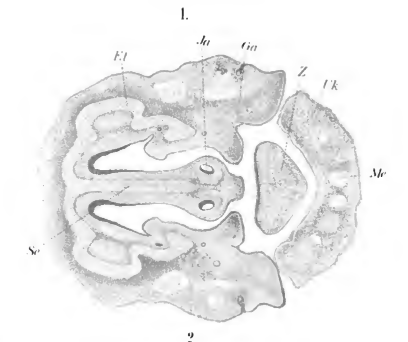
---

wächst, sich zum Teil (vorne) zwischen den Gaumenplatten einkeilt oder mit dem bereits fertigen Gaumen verschmilzt, wird die Sonderung der definitiven Nasenhöhlen vollzogen. Die Grenze zwischen primärer und sekundärer Nasenhöhle lässt sich beim Menschen durch eine vom vorderen unteren Winkel des Keilbeines bis zur Nasenöffnung des Canalis incisivus gezogene Linie bestimmen. Was die Bildung der letzteren betrifft, so entsteht derselbe beiderseits seitlich vom Septum durch Bestehenbleiben eines epithelialen Stranges, welcher jede Gaumenplatte durchsetzt, nachdem die Verschmelzung beider Gaumenplatten untereinander mit dem Septum bereits vollzogen und das Oberflächenepithel dieser Gebilde geschwunden ist.

Zur definitiven Ausgestaltung der Nasenhöhlen gehören die Anlage des sackartigen Jacobsohnschen Organes, welche ausserordentlich frühzeitig auftritt (Taf. 50) und die Bildung der Muscheln. Das Wesen des letzteren Vorganges besteht nicht nur in einer Oberflächenvergrösserung der Schleimhaut der Nasenhöhle, sondern vor allem in einer Erweiterung der Höhle selbst. Die die Muscheln trennenden Nasengänge werden somit durch aktives Vordringen des Epithels in das Massiv der lateralen Wände der Nasenhöhle aus demselben herausmodelliert, die Muscheln selbst sind somit Reste des ursprüng-

Ga
Dw
Me
Ma
G
Ro
Mu
UNa
N

1.



2.

lichen Bestandes der Wand. Die erste Andeutung dieser Modellierungsarbeit äussert sich im Auftreten einer tiefen, Y-förmigen Furche (Legalsche Furche), durch welche aus der lateralen Nasenwand drei Wülste, das Maxilloturbinale, das Nasoturbinale und das zum Teil auf die mediale sagittale Wand übergreifende Ethmoturbinale (Basiturbinale) abgegliedert werden.

Auf dem Ethmotrubinale erscheinen 4 bis 6 schenkelig geknickte Furchen. Da die ersten Muschelanlagen nur noch aus Weichteilen bestehen und erst nachträglich ein knorpeliges, resp. knöchernes Skelett erlangen, werden die definitiven Verhältnisse erst durch Resorptionsvorgänge oder Ausgleichungen und Verwachsungen einiger Furchen erzielt. Die Beziehungen der definitiven Bestandteile der lateralen Nasenwand zu den oben erwähnten Anlagen sind folgende; es entstehen die

Concha inferior aus Maxilloturbinale,
Concha media — Ethmoturbinale I. Furche,
Concha super. — Ethmoturbinale II. Furche,
Concha supr. — Ethmoturbinale III. u. IV. Furche,
Agger nasi — Nasoturbinale.

Abb. 177.
Sagittalschnitt durch den Kopf eines 8 mm langen Embryo der Fledermaus (Vespertilio murinus); H = Hinterhirn; L = Labyrinth; M = Mittelhirn; M. b. = Membran bucco-nasalis; O = Oberkieferfortsatz; = V Vorderhirn (nach O. Schultze).

Das Antrum maxillare entwickelt sich aus dem unteren Teil der I. Furche, der Sinus frontalis aus dem oberen Teil des Pars ascendens der I. Furche des Ethmoturbinale.

Auch bei diesen Bildungen handelt es sich um

ein Vordringen einer Epitheltasche und Usur der bereits knorpeligen Wand der Nasenhöhle. Das Antrum sphenoidale ist nur das abgeschnürte hinterste

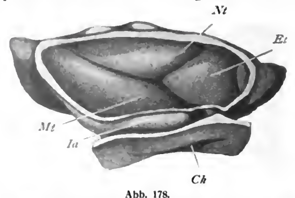


Abb. 178.
Modell der Nasenhöhle eines Kaninchenembryo von 13,5 mm Länge von der medialen Seite, nach Wegnahme der Septum narium; Ch = Choane; Et = Ethmoturbinale; Ja = Jacobsohn'sches Organ; Mt = Maxilloturbinale; Nt = Nasoturbinale (nach Geberg, aus Peter).

Stück der Hauptnasenhöhle (der aus dem septalen Teile entstehenden Partie der Ethmoturbinale).

(Ueber die Ausbildung der äusseren Nase vergleiche Schädel.)

Entwicklung des Gehörorgans.

Im Einklang mit seiner Zusammensetzung aus heterogenen Bestandteilen im fertigen Zustande zeigt das Gehörorgan auch im Laufe seiner Entwicklung ein Nebeneinanderlaufen mehrerer voneinander unabhängiger formbildender Prozesse, wie sie sonst im Laufe der Organogenese kaum aufzutreten pflegen. Der wesentlichste und für alle Wirbeltiere konstante Teil des Organes, das häutige Labyrinth (das innere Ohr) allein ist ein Sinnesorgan. Es folgt demnach der allgemeinen Regel und legt sich aus dem Ektoderm, ähnlich wie Riechepithel, die verschiedenen Hautsinnesorgane, das Nervensystem samt der Retina und — obwohl kein eigentliches Sinnesorgan

— die Linse an. Das mittlere Ohr, die Paukenhöhle mit Tuba und ihrem Inhalt, den Gehörknöchelchen und Muskeln, ist als Produkt der Kiementaschen und Kiemenbögen zum Teil entodermaler, zum anderen mesodermaler Herkunft. Das äussere Ohr wird als Erzeugnis der äusseren Körperdecke aus Ektoderm und Mesoderm zusammengesetzt. Aus der zunächst paradox erscheinenden Tatsache, dass das am tiefsten gelegene Labyrinth ektodermal ist, folgt die Notwendigkeit seiner ursprünglich sehr oberflächlichen Lage, unmittelbar unter der Epidermis, von welcher sich dasselbe abschnürt. Erst nachträglich schieben sich die Bestandteile der Kiementaschen und Kiemenbögen zwischen Körperoberfläche und Labyrinthanlage und drängen letztere von ersterer ab.



Abb. 179.

Frontalschnitt eines 2 mm langen Kaninchenembryo. A = Ganglion acusticum; H = Hinterhirn mit Neuromeren; J = Vena jugularis; L = Labyrinthbläschen; M = Mittelhirn; T = Trigeminusganglion.

Die Anlage des Labyrinthes gehört topographisch in die Gegend des Nachhirnes. In analoger Weise wie bei der Anlage der Riechgrube und der Linse tritt hier in der Epidermis eine verdickte Höhrplatte auf, welche durch Einsenkung in die Tiefe sich zu einer Höhrgrube und schliesslich zu einem Höhrbläschen um-

gestaltet. Sehr frühzeitig wird der medialen Wand desselben ein mächtiger Zellhaufen, die erste Anlage des Ganglion acusticum, ziemlich innig angelegt. Die Stelle der letzten Abschnürung des Gehörbläschens von der Epidermis scheint bei der Mehrzahl der Wirbeltiere von besonderer Bedeutung zu sein, indem die Wand des Bläschens sich an dieser Stelle fingerförmig auszieht und die Anlage des Recessus oder Ductus endolymphaticus, welcher ziemlich bedeutende Dimensionen erreicht, bildet (Abb. 180, 181).

Eine Eigentümlichkeit der Labyrinthbildung, welche allein den Selachiern zukommt, besteht darin, dass der Ductus endolymphaticus seinen Zusammenhang mit der Epidermis nicht verliert, die Labyrinthhöhle somit dauernd mittels eines feinen Ganges mit der Aussenwelt in Verbindung bleibt.

Durch bedeutende Ausdehnung der lateralen Wand des Höhrbläschens wird der Ductus endolymphaticus auf die mediale obere Seite des Gebildes verdrängt.

Ziemlich frühzeitig kommt es zur weiteren Ausgestaltung der Konturen des Gehörbläschens, indem die Anlagen der Bogengänge, bei den Sauropsiden und namentlich bei Säugern auch der Cochlea, sich bemerkbar machen.

Mit Ausnahme der Amphibien und Teleostier gehen bei sämtlichen Wirbeltieren die Bogenanlagen durch Taschenbildungen aus der Wand des Gehörbläschens hervor. Indem in bestimmten Richtungen flache, mit freien convexen Rändern versehene Taschen aus der Labyrinthwand ausgesandt werden und die Epithelwandungen des zentralen Teiles desselben sich aneinanderlegen, verschmelzen und schliesslich einreissen oder resorbiert werden, entstehen aus ersteren die Bogengänge (Abb. 181). Was speziell die betreffenden Anlagen der Säuger betrifft, so wird eine besondere Tasche für den horizontalen und eine gemeinsame für die beiden verti-

kalen angelegt. Letztere liegen somit anfangs in einer gemeinsamen Ebene, aus welcher sie erst allmählich abgelenkt werden. An der Basis der Bogengänge bilden sich allmählich die Ampullen aus.

Die Eigentümlichkeit der Bogenbildung der Teleosteir und Amphibien äussert sich darin, dass an Stelle des Aussendens der Bogentaschen aus der sphärischen Labyrinthwand ein umgekehrter Vorgang stattfindet und durch Einwuchern bestimmter Teile der Labyrinthwand im Innern und Durchlöchern derselben schliesslich die Bogengänge allein aus den ursprünglichen Konturen bestehen bleiben.

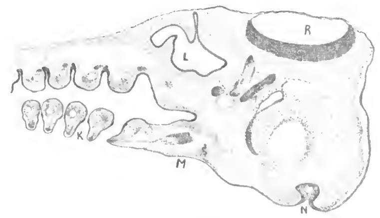


Abb. 180.
Sagittalschnitt durch den Kopf eines Selachiers. Von dem Gehirn nur ein Stück des Rantenhirnes (R) getroffen. L = Labyrinth; M = Mandibula; N = Nasengrube; K = Kiemenbögen.

In der Entwickelung des ventralen Teiles des Labyrinthes machen sich innerhalb der Wirbeltierreihe sehr weitgehende Verschiedenheiten geltend, die den sehr bedeutenden Divergenzen dieses Organes im ausgebildeten Zustande entsprechen. Erst bei den Amnioten kommt es zu vollständiger Trennung der einzelnen als Utriculus, Sacculus und Lagaena oder Cochlea zu unterscheidenden Abschnitte. Eine echte Cochlea von 1—4 Windungen kommt nur

Tab. 51.

Figg. 1—3. Drei Schnitte aus einer frontalen Serie durch das Gehörorgan eines Schafembryo von 1,5 cm Länge. Fig. 1 Der vorderste Schnitt trifft die Anlage der Schnecke in ihrer grössten Ausdehnung und den Hammer. Fig. 2 den Ductus reuniens, Steigbügel und Amboss. Fig. 3 den Utriculus mit den Ampullen und Bogengängen.

Die zukünftige Paukenhöhle ist durch einen engen spaltförmigen Raum vertreten, dessen Wände sich nur an einer Stelle dem Hammer innig anlagern. Im übrigen sind die Gehörknochen noch allseits im Mesenchymgewebe eingebettet. Der äussere Gehörgang existiert als Hohlgebilde nur in seinem äussersten Teil (Fig. 3, Taf. 51). Mehr in die Tiefe ist er durch einen soliden, platten Epithelzapfen vertreten.

Fig. 1. Aeg = äusserer Gehörgang, Bc = Basis cranii, Dc = Ductus cochlearis, Gg 5 = Ganglion Gasseri, Ggs = Ganglion spirale, H = Hammer, KL = Labyrinthkapsel, Ph = Paukenhöhle, Rek = Reichertscher Knorpel.

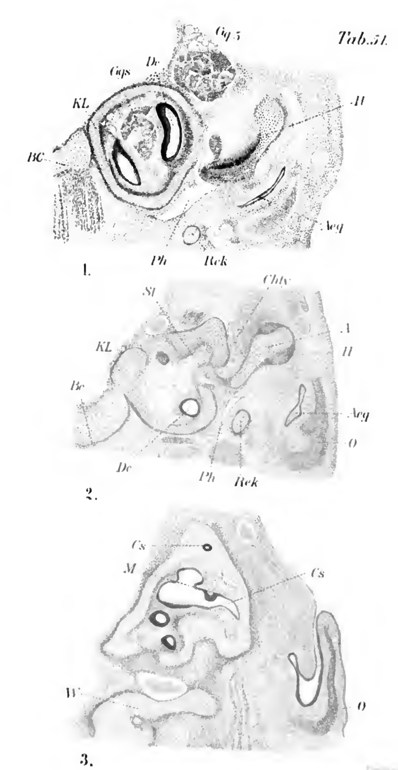
Fig. 2. A = Amboss, Chty = Chorda tympani, O = Ohrmuschel, St = Steigbügel.

Fig. 3. M = Macula acusticus, Cs = Canalis semicircularis, W = Wirbel.

---

bei Säugern zur Ausbildung. Indem bei letzteren das Bindegewebsseptum als trennende Scheidewand des Sacculus und Utriculus besonders tief einschneidet, wird durch dieselbe auch die Basis des Ductus endolymphaticus in zwei Schenkel gespalten, die nur noch allein eine Kommunikation zwischen den beiden grossen Abschnitten des häutigen Labyrinthes vermitteln.

Was die histologische Ausbildung der Wand des häutigen Labyrinthes betrifft, so machen sich schon relativ frühzeitig die späteren spezifischen Nervenendorgane, die Maculae, Cristae und das Cortische Organ durch Höherwerden bestimmter Epithelbezirke merkbar; gleichzeitig erfolgt auch die Sonderung der mächtigen einheitlichen Ganglienanlage in die einzelnen Bestandteile derselben. Dendrite der Ganglienzellen wachsen unter weiterer Verzweigung


Gq.5
De
Gqs
KL
H
BC
Aeq
Ph
Rek
1.
St
Chty
KL
A
H
Be
Aeq
O
De
Ph
Rek
2.
Cs
M
Cs
W
O
3.

in das Epithel hinein una kommen mit den spezifischen Sinneszellen in Berührung.

Die erste Anlage des Cortischen Organes tritt als eine am Eingang der Cochlea auftretende Papilla basilaris auf. Indem die betreffenden Epithelzellen im Gegensatz zu den benachbarten sich abflachenden immer höher werden, sondern sie sich in einen grossen und einen kleinen Epithelwulst. Aus letzterem entstehen die beiden Pfeilerzellen, die Höhrzellen und die Deitersschen Zellen, aus dem sich verkleinernden grossen Wulst die übrigen Bestandteile des Cortischen Organes. Die Cortische Membran ist eine cuticuläre Ausscheidung von der Oberfläche der das Cortische Organ zusammensetzenden Zellen.

In die definitive Ausgestaltung des häutigen Labyrinthes greifen die in den umgebenden mesenchymatösen Teilen sich abspielenden Prozesse ein. Es zeichnet sich in der Umgebung des häutigen Labyrinthes immer schärfer eine aus embryonalem Vorknorpel bestehende Kapsel aus, die zur Schädelbasis, zum sogenannten Primordialkranium hinzugehört. Die Knorpelkapsel hat eine im Vergleich zum häutigen Labyrinth sehr geräumige Höhle. Dem häutigen Schlauch liegt somit unmittelbar nur ganz lockeres Mesenchymgewebe an. Indem nun innerhalb desselben ein Verflüssigungs- und Degenerationsvorgang einsetzt, entsteht ein ziemlich schnell sich erweiternder perilymphatischer Raum, welcher innerhalb des Schneckenteiles des Labyrinthes der Unterfläche der Schneckenwindung entlang läuft und die Anlage der Scala tympani bildet. Etwas später entsteht durch einen ganz analogen Verflüssigungsvorgang die Scala Vestibuli. Die perilymphatischen Räume der übrigen Labyrinthabschnitte werden ebenfalls in analoger Weise angelegt.

Die Entwickelung des mittleren Ohres steht in engster Beziehung zu den Kiemenbögen und Schlundtaschen. Wie im Kap. VI über Schädelentwickelung

des näheren auseinandergesetzt wurde, sind die Gehörknöchelchen Derivate des axialen Teils des ersten und zweiten Kiemenbogens; sie liegen als solche zunächst in der dichten Gewebsmasse der Kiemenbögen, die eigentliche Paukenhöhle ist dagegen eine spätere Bildung (Taf. 51). Die Paukenhöhle entsteht durch Ausbildung und Umgestaltung der ersten Schlundtasche und der angrenzenden Teile der Rachenhöhle. Indem die Tasche sich lateralwärts immer mehr ausbreitet, ihre Abgangsstelle von der allgemeinen Rachenhöhle dagegen durch das herandrängende mächtige Labyrinth eingeengt wird, kommt die Gliederung derselben in die Tuba Eustachii und die eigentliche Paukenhöhle immer schärfer zum Ausdruck. Die weitere Ausbreitung der Höhle der Schlundtasche bringt ihre Schleimhautwandungen in immer näher werdende Nachbarschaft zu den Gehörknöchelchen. Es schieben sich die Ausbuchtungen der Paukenhöhle zwischen die einzelnen Knochen durch, wobei letztere aus ihrer ursprünglichen mesenchymatösen Einbettungsmasse gewissermassen herauspräpariert werden und von einem immer unbedeutender werdenden Polster derselben und dem Schleimhautüberzug der Paukenhöhle umkleidet, in die Paukenhöhle selbst zu liegen kommen. Der Hammer wird durch die herandrängende Paukenhöhlenschleimhaut aller-

Abb. 181.

Modell des häutigen Labyrinths eines Kaninchenembryo (von der lateralen Seite aus gesehen). A = Ampullen; Dc = Ductus cochlearis; De = Ductus endolymphaticus; cs = Anlagen der canales semicirculares; der obere ist in der Entwickelung weiter als die beiden anderen fortgeschritten (nach Krause).

dings nur zum Teil umgeben, sein Griff und kurzer Fortsatz bleiben dauernd in Verbindung mit der mesenchymatösen Lamelle, welche die Paukenhöhle von der Körperoberfläche trennt und den Mutterboden für die Entwickelung des Trommelfells liefert. Von der Aussenfläche macht sich die Anlage des Trommelfells frühzeitig durch eine kleine grubenartige Einsenkung der ersten Kiemenfurche merkbar; es bildet

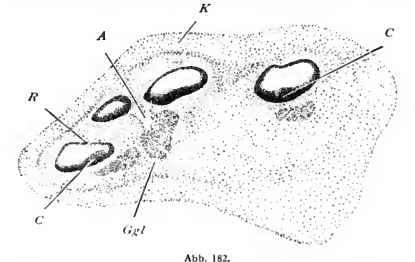


Abb. 182.

Schnitt durch die Anlage der Schnecke eines Schafembryo. K = Knorpeliges Labyrinth. In den Windungen der Ductus cochlearis lassen sich als Epithelpolster (C) die Andeutung des Corti'schen Organes, als dünne Epithellamelle (R) die Reissner'sche Membran erkennen. Ggl. = Ganglion spirale; A = Nervus acusticus.

sich durch Vertiefung dieses Grübchens ein feiner horizontal gestellter Spalt, der äussere Gehörgang aus, welcher sich in die Tiefe ventral von der Paukenhöhle vorschiebt und von letzterer durch eine Substanzlamelle, der Anlage des Trommelfells, getrennt bleibt (Taf. 51). Das Trommelfell liegt demnach zunächst fast horizontal, bildet gewissermassen einen Teil des Bodens der Paukenhöhle und richtet sich erst allmählich bis zu seiner definitiven schrägen Lage auf.

Innerhalb dieser Substanzlamelle entsteht als reiner Deckknochen der Annulus tympanicus.

Die Ohrmuschel entsteht aus der wulstartigen Umgrenzung der ersten Kiemenfurche. Es legen sich in derselben sechs runde Höcker an, von denen drei dem Mandibular-, drei dem Hyoidbogen angehören. Hinter den Höckern wächst eine Hautfalte hervor, welche zur Bildung der Muschel selbst wesentlich beiträgt. Durch Verschmelzung des zweiten und dritten Höckers entsteht das Crus helicis, der erste und sechste Höcker werden zum Tragus und Antitragus, der vierte bildet die Anthelix.

Entwicklung des Sehorgans.

Am Aufbau des Sehorganes sind das Ektoderm und das Mesoderm beteiligt. Indem sich hierin die für alle Sinnesorgane geltende Regel bestätigt, bietet die Beteiligung des Ektoderms in diesem Fall insofern eine Eigentümlichkeit von weittragender Bedeutung, als sich dasselbe sowohl mit seinen unmittelbaren Erzeugnissen, den Derivaten der Epidermis beteiligt, als auch auf ganz anderem Wege zur Verwendung kommt, da ja der wichtigste Bestandteil des Sehorgans, die Netzhaut, ein Derivat des Gehirnes ist. Alle Bestandteile des Sehapparates, welche an dem Akte der Lichtrezeption direkt beteiligt sind, sind ektodermal, die übrigen, ernährenden, schützenden und bewegenden Organe des Auges sind mesodermaler Herkunft.



Abb. 183.
Embryo und Teil der Keimscheibe eines Selachiers. Spinalteil der Medullarröhre nahe dem Verschluss, die Gehirnplatte noch weit klaffend. Die Ränder derselben weisen regelmässige Einkerbung auf (Neuromerie). Au = Augengruben; S = Schwanzknospe (vgl. Text S. 321) (nach Locy aus H. E. Ziegler).

Die erste Anlage des Sehorganes und zwar seine ektodermalen Bestandteile und speziell seine Gehirnanteile lassen sich auf sehr frühe Entwickelungsstadien zurückverfolgen. Zur Zeit, wo der Kopfteil der Medullarplatte, die Anlage des späteren Vorderhirnes, noch weit offen und ganz flach vorliegt, machen sich in einem bestimmten Bezirk derselben zwei mehr oder weniger scharf ausgesprochene grubenartige Vertiefungen der Medullarwand merkbar (Abb. 183), welche unter Umständen, wie bei den Amphibien, durch ihren Pigmentgehalt besonders deutlich hervortreten. Speziell bei Säugern sind diese „Sehgruben" besonders deutlich. Erfolgt nun der Verschluss der Medullarplatte zur Gehirnblase und die Abschnürung derselben von der Epidermis und betrachten wir das Gehirn von aussen, so ist es evident, dass die von innen als „Sehgruben" aussehenden Vorstülpungen der Medullarwand von aussen betrachtet nun als blasenartige Vortreibungen, als „Augenblasen" erscheinen (Taf. 11). Wir finden demnach schon in den frühesten Stadien der Gehirnentwickelung in der ventralen Hälfte der Region der vorderen Hirnblase, des Vorderhirnes, zwei seitlich vorspringende Blasen, die „primären" Augenblasen vor. Indem dieselben in schnellem Tempo weiter lateralwärts und zum Teil caudalwärts auswachsen, bleiben sie mit dem Vorderhirn durch einen relativ dünnen hohlen Augenstiel in Verbindung, reichen dagegen mit ihren äusseren (distalen) Flächen dicht an die Epidermis heran. Die betreffenden Bezirke des Ektodermes reagieren nun ihrerseits auf die unmittelbare Nachbarschaft der Augenblase, indem sie durch eine plattenartige Verdickung ihrer Zellage und allmähliche Einstülpung derselben den zweiten Akt in der Entwickelung des Auges, die Bildung der Linse, einleiten (Taf. 22, Fig. 1, Abb. 85).

Hand in Hand mit der Einstülpung der Linsenplatte und Entstehung des Linsensäckchens geht auch ein analoger Einstülpungsvorgang der distalen an-

Tab. 52.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 4 mm Länge. Der Schnitt ist etwas unsymmetrisch geführt, sodass auf der einen Seite das Foramen Monroi noch berührt wurde, auf der anderen der Schnitt hinter dasselbe fällt. Der hohle Opticusstiel ist auf der einen Seite seiner ganzen Länge nach und der Augapfel in einem Medianschnitt getroffen. An den Wänden desselben ist bereits der Dickenunterschied des Retinalblattes und des Pigmentblattes erkennbar. Durch den foetalen Augenspalt dringt die Art. hyaloidea in den Glaskörperraum ein.

Fig. 2. Frontalschnitt durch das Auge eines Huhnembryo. Der Augenstiel ist im Schnitte nicht getroffen. Zu beachten ist die relative Kleinheit der Vogellinse im Vergleich zu entsprechenden Stadien des Säugerauges, das vollständige Fehlen aller körperlicher Elemente im Glaskörperraum und Abwesenheit jeder Linsenmembran.

Fig. 1. A hy = Art. hyaloidea, H = Hemisphäre, M = Foramen Monroi, L = Linse, O = Opticusstamm.

Fig. 2. E = Epidermis, G = Gehirn, L = Linse.

---

liegenden Wand der Augenblase vor sich (Taf. 41, Fig. 2). Man darf jedoch letzteren Vorgang nicht etwa als passive, etwa mechanische Folge der Linsenbildung ansehen, schon aus dem Grunde nicht, weil er in vielen Fällen der Bildung des Linsensäckchens um etwas voraneilt. Experimentelle Untersuchungen haben im übrigen ergeben, dass beide Vorgänge in keinem Causalnexus zueinander stehen.

Der ganze Bezirk, in welchem die geschilderten Vorgänge sich abspielen, ist zunächst vollständig mesodermfrei. Obwohl die Augenblase schon frühzeitig von ziemlich dichtem Mesenchymgewebe umgeben wird, dringen Elemente desselben erst viel später in die Nähe der Linse und zwischen letztere und Epidermis ein; bevor dies geschieht, spielen sich an den beiden ektodermalen Organen des embryonalen Auges wichtige formbildende Prozesse ab.

Zum Verständnis der nächsten Umbildungen an der Augenblase muss hervorgehoben werden, dass dieselbe von vornherein ihrem Stiele nicht sym-

Tab. 52.

M

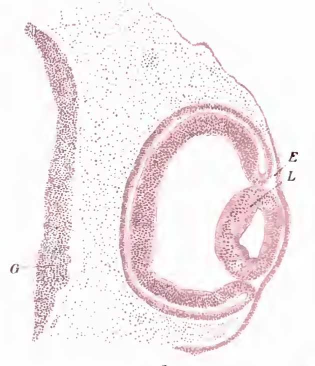
H

L

Ahy

1.

O



2.

metrisch aufsitzt. Indem letzterer von dem stark ventral gelegenen Recessus opt. des Gehirnes entspringt, setzt er sich an die ventro-craniale Seite der Blase an; letztere dehnt sich somit von ihrer Anheftungsstelle am Augenstiele dorso-caudalwärts aus (Abb. 184).

Beginnt nun die Einstülpung der äusseren Wand der Augenblase, so macht sich diese ursprüngliche Assymetrie in noch höherem Masse geltend. Die Umschlaglippe des „Augenbechers" an der ventralen durch den Augenstiel fixierten Seite der Augenblase bleibt ganz flach oder fehlt vollständig. Es wird, mit anderen Worten, der ventralste Bezirk (vergleiche Abb. 184) der distalen Wand der proximalen Wand direkt angelegt; um desto weiter lateralwärts muss naturgemäss die dorsalste Stelle der Umschlaglippe vorragen, was besonders scharf bei Betrachtung eines Querschnittes durch das Gehirn (eines Vertikalschnittes durch das Auge) zur Geltung kommt (Taf. 41, Fig. 3, Abb. 184). Betrachtet man nun den Augenbecher auf diesem Stadium als Ganzes, so lässt sich seine Form am ehesten einem tiefen Kochlöffel vergleichen, welcher gegen seinen Griff, den Opticusstiel, etwa rechtwinklig abgeknickt ist. Der Opticusstiel ist ursprünglich annähernd zylindrisch und besitzt ein ziemlich weites, axial gelegenes Lumen, welches mit der Höhle des primären Augenbechers kommuniziert (Taf. 52, Fig. 1). Indem nun die Entwickelung der Nervenfasern aus den ursprüng-



Abb. 184.

Plastisches Modell des Auges eines Eidechsenembryo, frontal halbiert und von innen dargestellt (nach Froriep).

Tab. 58.

Fig. 1. Teil eines Meridionalschnittes durch das Auge eines Schafembryo von 1,5 cm Länge. Der Umschlagrand des Retinalblattes in das Pigmentblatt des Augenbechers. Die Linsenfasern sind noch deutlich nach aussen konkav. Vordere Augenkammer und Irisanlage noch nicht erkennbar.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 2 mm Länge, um den foetalen Augenspalt zu demonstrieren.

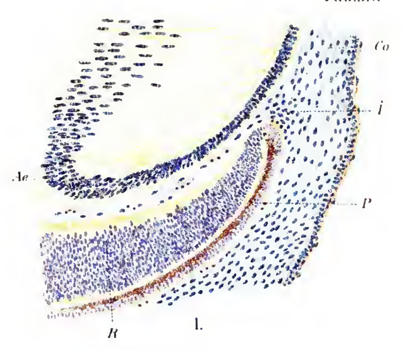
Fig. 1. Ae = Aequatorialzone der Linse, Co = Cornea, I = Iriswinkel, P = Pigmentschicht, R = Retina.

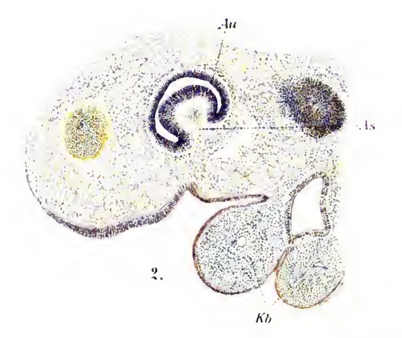
Fig. 2. Au = Augenbecher, As = Augenspalt, Kb = Kiemenbögen.

---

lich epithelialen Elementen der Retina eingeleitet wird und erstere von der Retina aus centripetalwärts gegen das Gehirn vorwachsen, erweist sich der epitheliale Opticusstiel als ein rein vorübergehendes Gebilde, dessen gewebliche Elemente von den andrängenden Nervenfasern des definitiven N. opticus immer mehr verdrängt werden. Der Vorgang wird durch eine Rinnenbildung längs der ventralen Fläche des Opticusstieles eingeleitet. Diese Rinne, welche sich distalwärts in die Höhle des Augapfels öffnet (Abb. 185), wird durch die Nervenfasern mehr und mehr ausgefüllt. Ein Querschnitt durch den Opticus auf diesem Stadium lässt in der ventralen Hälfte des Querschnittes ein Bündel quer getroffener Fasern erkennen, welche die epithelialen Zellen des Opticusstiels teils durchsetzend, teils verdrängend, von denselben nur eine dorsalwärts aufsitzende Kappe bestehen lassen. Auf späteren Entwickelungsstadien verschwinden nun auch die letzten Reste des epithelialen Stiels bis auf einige in der Achse verbliebene Elemente desselben, welche das Neurogliagerüst des N. opticus abgeben.

Da der ventralste Abschnitt des Augenbechers in seinem Wachstum durch seine Beziehung zum Opticusstiel gehemmt wird, im übrigen jedoch der Augenbecher immer tiefer wird, muss es naturgemäss zur Ausbildung eines spaltförmigen Defektes an der


Co
i
Ae
P
R
1.


Au
As
2.
Kb

ventralen Fläche des Augapfels, des sogen. fötalen Augenspaltes kommen (Taf. 53, Fig. 2). Bei einigen Wirbeltierklassen, so z. B. bei Selachiern wird der Augenspalt zeitweise durch Züge des umgebenden Mesenchymgewebes ausgefüllt, welches erst nachträglich durch andrängende verwachsende Lippen des Augenspaltes wieder verdrängt wird. Bei Sauropsiden wird ein kammartiger Bindegewebswulst bei dem Verschmelzungsvorgang des Augenspaltes in das Lumen des Augapfels miteingeschlossen und persistiert daselbst als sogenannter Fächer. Die Verwachsung des foetalen Augenspaltes beginnt an dessen proximalem Ende und schreitet gegen den freien Rand des Augenbechers fort. Ein als Hemmungsbildung vorkommendes Ausbleiben der Verwachsung führt zu einem sogenannten Kolobom des Augapfels, welches als Spaltbildung der Iris und zuweilen auch der tieferen Partien des Augapfels erkannt werden kann.

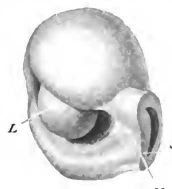


Abb. 185.
Modell des sekundären Augenbechers von der ventralen Seite betrachtet. L = Linse; N = Rinne des Augenstiels, welche von den Nervenfasern ausgefüllt wird; St = hohler Augenstiel (nach Froriep).

Wenn wir die Beziehung des Bündels der Fasern des Opticus in der Rinne des Opticusstiels zum foetalen Augenspalt berücksichtigen, so wird es evident, dass durch Verwachsung der Lippen des Augenspaltes der Opticusstamm von der Wand des Augenbechers rings umschlossen wird und es den Anschein gewinnt, als ob der Opticusstamm die Dicke des Augapfels durchbohre.

Wir wenden uns nun zur näheren Besprechung der Entwickelung der Linse, welche in vielen Punkten recht eigentümliche Vorgänge in sich schliesst.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Wirbel-

tiere läuft die Linsenanlage das Stadium eines nach aussen offenen Linsensäckchens durch (Taf. 41, Fig. 3). Eine Ausnahme davon machen zum Teil Fische und Amphibien, bei welchen die Linsenanlage sich als ein zunächst solider Zapfen nach innen einsenkt. Ist nun die Abschnürung des Linsensäckchens von der Epidermis erfolgt, so stellt die Anlage derselben eine allseits geschlossene, kugelige oder ellipsoid abgeplattete epitheliale Blase dar (Taf. 52). Das Epithel ist sehr hoch-zylindrisch, aber einschichtig (sog. mehrzeiliges Epithel, in welchem die Kerne in verschiedenen Höhen liegen). Die Wand der Linsenblase bleibt für kurze Zeit in der ganzen Ausdehnung annähernd gleich stark, worauf sich jedoch ein immer schärfer werdender Gegensatz in der Höhe der proximalen und distalen Hälfte der Linsenblase ausbildet, indem das Epithel der letzteren nach aussen gewandten Seite eine Tendenz zur Abflachung aufweist, die Zellen der proximalen inneren Hälfte dagegen in kurzer Zeit ausserordentlich an Höhe zunehmen. Die sagittal gestellte Aequatorialzone der Linsenblase bildet einen Uebergang zwischen den beiden scharf gesonderten Wänden. Schon auf diesem frühen Entwickelungsstadium der Linse kann man die Wahrnehmung machen, dass im Gegensatz zu den Elementen der inneren proximalen Linsenwand die Zellen der äusseren Wand und namentlich der äquatorialen Zone sich in lebhafter Proliferation befinden. Man kann von nun an deutlich zwischen zukünftigem Linsenepithel, als aus der äusseren Wand entstehend, und Linsenfasern, welche durch Umwandlung der hohen zylindrischen Epithelien der inneren Wand sich ausbilden, unterscheiden (Taf. 54, Fig. 2). Indem letztere in schnellem Tempo bedeutend an Höhe zunehmen und ausschliesslich distalwärts wachsen, erreichen sie bald die innere Fläche des Linsenepithels und verdrängen die Höhle des Linsen-

säckchens bis auf geringe spaltförmige Reste. Die Kerne dieser Linsenfasern bleiben noch längere Zeit erhalten, verlieren aber immer mehr und mehr an Färbbarkeit und verschwinden schliesslich in den zentralen Partien der Linse vollständig. Die dicht zusammengefügte Masse der langen schmalen Linsenfasern hat auf dem betreffenden Stadium etwa das Aussehen einer in der Mitte zusammengeschnürten Garbe, indem die Fasern in der Aequatorialzone am schmalsten sind und von den dichtgefügten Kernen der Aequatorialzone gewissermassen enggefasst erscheinen, gegen die beiden Pole zu bedeutend an Breite zunehmen und dadurch divergent erscheinen (Taf. 53, Fig. 1).

Das Weiterwachstum der Linse geht sowohl durch Volumzunahme der bereits vorhandenen Fasern als durch Apposition neugebildeter von der Aequatorialzone aus. Die Umwandlung der relativ kurzen zylindrischen Zellen der Uebergangszone in die prismatischen Elemente des Linsenkörpers lässt sich daher ganz allmählich verfolgen. Indem im weiteren Verlaufe des Linsenwachstums die ältesten, zentral gelegenen Linsenfasern in ihrem Wachstum immer mehr und mehr zurückbleiben, werden sie von den viel längeren Elementen der neueren Generationen allseits umfasst und von dem vorderen und hinteren Linsenpol ins Innere des Linsenkörpers verdrängt, wo sie den sogenannten Linsenkern bilden. Die ursprünglich nach aussen konkave Krümmung der peripheren Linsenfasern ändert nun allmählich ihren Charakter, indem immer mehr und mehr die Konvergenz der beiden Faserenden gegen die beiden Linsenpole sich merkbar macht. Die jeweilig letzte Fasergeneration hüllt nun den Linsenkörper schalenartig ein und es stossen die freien Enden der Linsenfasern an beiden Polen zusammen und bilden eine linienförmige „Linsennaht“ (Taf. 55). Es ist nun evident, dass unter Voraussetzung gleicher Länge aller Linsenfasern

Tab. 54.

Fig. 1. Ausschnitt aus der Retina und dem Glaskörper eines Schafembryo von 3 cm Länge. Die Retina zeigt noch keine Differenzierung der einzelnen Schichten, lässt jedoch eine innere kernfreie Zone erkennen, welche der späteren Nervenfaserschicht entspricht. Eine scharfe Begrenzung des Retinalblattes nach dem Glaskörper zu ist nicht vorhanden. Es gehen von der Oberfläche des ersteren feinste Plasmafortsätze hervor, welche miteinander verschmelzend eine kontinuierliche Lage — die äusserste Schicht des Glaskörpers bilden. Der übrige Glaskörper besteht aus ähnlichen, geschichteten strukturlosen, wohl von der Retina ausgeschiedenen Lamellen; innerhalb desselben sind Zweige der Art. hyaloidea erkennbar.

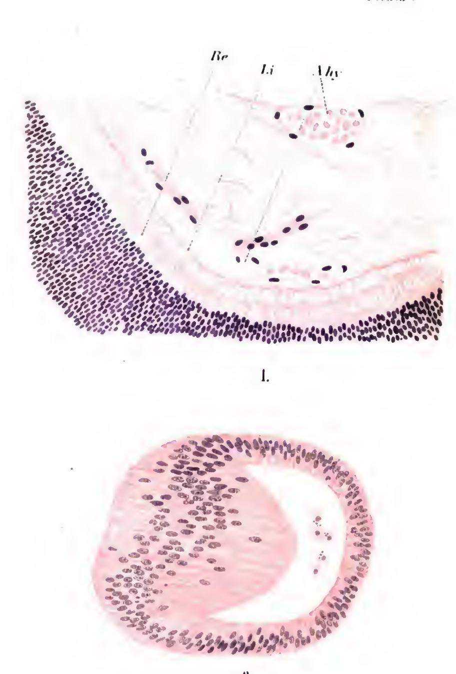
Fig. 2. Meridionalschnitt durch die Linse eines 4 mm langen Kaninchenembryo (vgl. Fig. 1, Taf. LII). Das Epithel der inneren Wand des Linsensäckchens nimmt schon zum Teil den Charakter von Linsenfasern an. In der Höhle des Linsensäckchens einzelne degenerierende Zellen.

Fig. 1. Ahy = Art. hyaloidea, Li = Membr. limitans. Re = kernlose Retinaschicht.

---

derselben Schicht, das Zusammentreffen ihrer Enden nicht in einem Punkte, dem Pole der Linse, sondern in einer längeren Naht erfolgen muss. Fällt das freie Ende einer bestimmten Faser in die Nähe des hinteren Poles, so bleibt für die andere Linsenfläche nur ein kurzes Stück der betreffenden Faser übrig; ihr anderes Ende muss somit in den periphersten Punkt der anderen Oberfläche, in das Ende der Naht fallen und umgekehrt. Es ergibt sich aus dieser Betrachtung ohne weiteres, dass die aus der Gesamtheit der Faserenden resultierenden Nähte der Vorder- und Hinterfläche sich rechtwinkelig kreuzen müssen. Es ist auch in der Tat z. B. in der Kaninchenlinse die hintere Naht eine horizontale, die vordere eine vertikale Linie.

Bei der Mehrzahl der Wirbeltiere, die kleinen Säuger mitbegriffen, bleibt es zeitlebens bei einer linearen Naht. Die Linse der grossen Säuger und der Menschen besitzt dagegen eine drei- bis fünf-



1.

2.

schenkelige Naht, welche durch allmähliche Umwandlung, Verschiebungen der Linsenfasern aus der embryonalen, lineären, entsteht.

Die Linsenentwickelung der Säuger bietet einige Eigentümlichkeiten, welche derselben eine Sonderstellung einräumen. Bei sehr vielen Säugern (u. a. Mensch) scheiden sich an der freien Oberfläche des Linsensäckchens Zellen aus dem epithelialen Verbande aus, welche eine Zeitlang fortwuchernd einen ziemlich ansehnlichen Zellhaufen innerhalb der Linsenhöhle bilden und erst allmählich degenerieren. Ueber die Ursache und Bedeutung dieses Vorganges lässt sich vorläufig nichts aussagen (Taf. 41, Fig. 3 und Taf. 54, Fig. 2).

Von viel grösserer Bedeutung ist die zweite Eigentümlichkeit des Säugerauges: sie betrifft die Ernährung der wachsenden Linse. Schon ihrer Anlage nach als reines Epithelgebilde trägt die Linse in sich weder Blut- noch Lymphgefässe. Da nun ausserdem ihre Anlage und erste Ausgestaltung in einen Zeitpunkt fällt, wo der ganze zwischen Epidermis und Augenblase gelegene Bezirk völlig mesodermfrei ist, so bleibt die Linse der meisten Wirbeltiere mit Ausnahme der Säuger auch weiterhin von jeder mesodermalen Umgebung fern und schwebt gewissermassen ganz frei in einem zellfreien Medium am Eingang in die Höhle des Augenbechers (Taf. 52, Fig. 2). Die Linse besitzt somit in diesen Fällen weder Blutgefässe noch ein ernährendes Organ, wodurch ihre Volumzunahme und Wachstum zu einem interessanten Problem werden.

Ganz anders verhält es sich mit der Linse der Säuger, bei welchen das frühzeitig sowohl in das Innere des Augenbechers mit einem Blutgefäss (Taf. 52, Fig. 1), als auch zwischen Linse und Epidermis vordringende Mesenchymgewebe die Linse in eine sogar sehr gefässreiche Tunica vasculosa einhüllt. Die Tunica vasculosa wird namentlich von Ver-

Tab. 55.

Schnitt durch das Auge eines Schafembryo von 3 cm Länge (vgl. Fig. 1, Taf. LIII). Der freie Rand des Augenbechers lässt die beginnende Differenzierung der Pars ciliaris erkennen. Das der Aussenfläche des Pupillenrandes anliegende Mesenchymgewebe ist als erste Andeutung der Iris erkennbar. Die vordere Augenkammer als unregelmässig begrenzter Spalt angelegt. Die Linsenfasern zeigen im Gegensatz zu früheren Stadien (Fig. 1, Taf. LIII) die ersten Spuren der beginnenden Convergenz.

An der Aussenfläche der Pigmentschicht ist eine Lage kleiner Blutgefässe, als erste Anlage der Chorioidea, zu beachten. (Die freien spaltförmigen Räume zwischen Linse und Augenbecher sind durch Präparation erzeugt.)

Ch = Gefässchicht der Chorioidea, Cv = Corpus vitreum, Co = Cornea, I = Iris, L = Augenlid, Mp = Membrana pupillaris, P = Tapetum pigmenti, Pc = Pars ciliaris, Re = Retina, V K = Vordere Augenkammer.

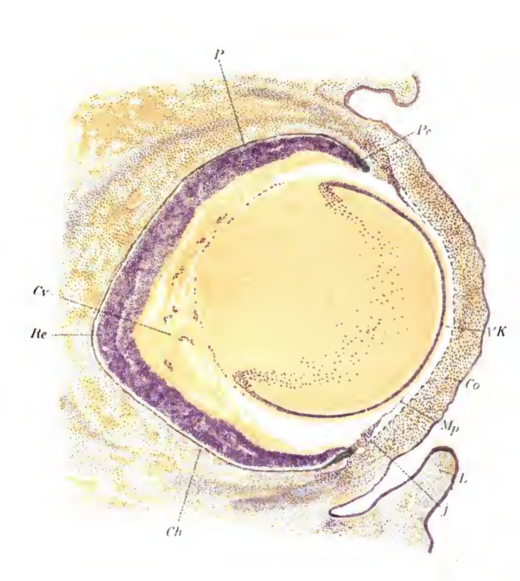
---

zweigungen der später zu schildernden Art. hyaloidea gespeist und muss ganz besonders zur Ernährung und Wachstum der Linse beitragen. Es erreicht auch dementsprechend die embryonale Linse der Säuger schon frühzeitig einen relativ und absolut sehr grossen Umfang.

Die Tunica vasculosa schwindet normalerweise in den letzten Schwangerschaftsmonaten vollständig; doch kommt ausnahmsweise eine längere Persistenz ihrer vorderen die Pupille verschliessenden Hälfte, der Membr. pupillaris, vor.

Die sogenannte Linsenkapsel ist eine homogene, strukturlose, die Linse unmittelbar umgebende Cuticula, welche wohl als Ausscheidung der Linsenfasern angesehen werden muss und nicht mit der Tunica vasculosa verwechselt werden darf.

Wir wollen nun die weiteren Ausbildungsvorgänge an dem embryonalen Auge betrachten. Der ventralwärts sich spaltförmig eröffnende Augenbecher ist zweiblättrig, wobei schon sehr frühzeitig der Unterschied in der Beschaffenheit der beiden Blätter ein recht auffallender wird. Das Epithel des äusseren Blattes verdünnt sich immer mehr und mehr


P
Pc
Cv
Re
VK
Co
Mp
L
j
Ch

und die Zellen werden zu gleicher Zeit mit feinkörnigem Pigment dicht ausgefüllt; dies Blatt liefert das Tapetum pigmenti der Retina (Taf. 53, Fig. 1). Das innere Blatt des Augenbechers gewinnt sehr bedeutend an Dicke und wird schon auf jungen Stadien zu einer mächtigen epithelialen Lage mit ausserordentlich dicht gefügten Kernen und einer zunächst noch schmalen kernlosen innersten Zone. Der Umschlagrand der beiden Blätter zeigt einige Uebergangscharaktere, indem das Pigmentepithel wesentlich höher wird, das innere Blatt an Dicke bedeutend abnimmt. Der freie Rand des Augenbechers gestaltet sich dadurch auf einem Schnitt im allgemeinen annähernd schnabelartig. Ist nun unterdessen der Verschluss der fötalen Augenspalte erfolgt (s. S. 325), so finden wir die Pupille von der voluminösen Linse fast vollständig ausgefüllt.

Wir haben nun einen Zeitpunkt in der Entwickelung des Auges erreicht, in welchem die Beteiligung der mesodermalen Elemente an der weiteren Ausgestaltung des Sehorganes sich immer merkbarer macht.

Das im Beginne recht lockere Mesenchymgewebe dringt in dichten Massen immer mehr zwischen Epidermis und vordere Linsenfläche vor, umhüllt auch gleichzeitig das ektodermale embryonale Auge und bildet besondere Anhäufungen in der Nähe der Pupille. Die Apposition der kompakten Mesodermmassen an die Ränder des Augenbechers wird an dieser Stelle besonders innig und bildet den Ausgangspunkt der nun auftretenden Neugestaltungen. Das Retinalblatt des Augenbechers, welches bis dahin in seiner Dicke ganz allmählich nach vorne abnahm, lässt nun eine durch plötzliche Verdünnung ihrer vorderen Partien sich äussernde Sonderung in eine Pars optica und Pars ciliaris erkennen. Die Grenze beider Zonen, die Verdünnungsstelle des Epithels, trägt den Namen Ora serrata. Indem die Pars ciliaris sowohl durch Wachstum als durch Verdünnung ihrer Ele-

mente an Ausdehnung bedeutend zunimmt, bildet sie die ektodermale Unterlage für den Corpus ciliare, sowie für die Iris. Die definitive Ausgestaltung beider letzterer Organe hängt jedoch wesentlich von den Wucherungsprozessen des gefässreichen anliegenden Mesodermes ab, welches wulstartig ins Innere des Augenbechers vordringend, die beiden Blätter der Pars ciliaris Retinae in Falten legt und somit das Corpus ciliare hervorgehen lässt, nach vorne dagegen sich dem freien Rande des Augenbechers anlegt und mit demselben zusammen die Anlage zur Iris bildet. Das mesodermale Polster der Iris schliesst jedoch mit dem Rande des entodermalen Bechers, der Pupillaröffnung nicht ab, sondern überzieht in einer dünnen Schicht auch die ganze Pupille, oder was dasselbe ist, die Vorderfläche der Linse, bildet somit die sogenannte Membrana pupillaris (Taf. 55). Erst gegen das Ende der Entwickelung schwindet schliesslich dieses dünne Häutchen und der Irisrand schneidet ganz scharf mit seinem stark pigmentierten ektodermalen Teil ab.

Zwischen der Vorderfläche der Linse und dem Ektoderm liegt nun eine kompakte Mesenchymmasse, welche seitlich ohne scharfe Grenze in die nur schwach differenzierte Anlage der Iris und des Corpus ciliare und das noch völlig indifferente Anlagenmaterial der Chorioidea und Sklera übergeht (Taf. 53, Fig. 1). Die vordere Kammer fehlt noch vollständig und legt sich erst jetzt an durch das allmählich immer schärfer werdende Auftreten eines Spaltes in der Mesenchymmasse, welcher letztere in zwei sehr ungleich dicke Lagen sondert. Die dickere distale Lage wird zur Cornea ausgebildet, die der Linse anliegende gefässhaltige proximale ist identisch mit der schon erwähnten Membrana pupillaris. Das Gewebe der Cornea erhält erst viel später ihr eigentümliches, regelmässig geschichtetes Gefüge und ihre glatte, regelmässig konvexe Konfiguration. Das Ektoderm der allge-

meinen Körperdecke wird naturgemäss zur Conjunctiva Corneae. Indem die Begrenzung der spaltförmigen vorderen Augenkammer gegen die Cornea zu immer schärfer wird, ordnet sich die innerste mesenchymatöse Lage der letzteren zu einem regelmässigen, epithelartigen Blatt, die Membrana Descemeti, an. Die vordere Augenkammer bleibt noch lange Zeit relativ seicht und ist es auch noch beim neugeborenen Kinde.

Indem auch an der Peripherie des Vorderkammerspaltes die Demarkation gegen das umgebende Mesenchymgewebe immer präziser wird, kommt es zur definitiven Ausgestaltung der Iris und der Cornea.

Der Differenzierung der mesodermalen Schichten des Augapfels, der Chorioidea und der Sklera, geht eine reiche Vascularisation des die Aussenfläche des Tapetum nigrum umgebenden Mesenchyms voraus (Taf. 55). Aus diesem Gefässnetz bildet sich die Gesamtheit derjenigen Blutgefässe aus, welche als „äussere“ bezeichnet werden können (Vasa ciliaria longa et brevia). Die Gefässversorgung der Retina geht auf speziellem Wege vor sich; schon zur Zeit des epithelialen Opticusstieles und des offenen Augenspaltes dringen durch den letzteren in das Innere des Augapfels Gefässe ein (Taf. 52, Fig. 1), welche dem Opticusstiel ventralwärts angelagert, ihren Verlauf innerhalb der Nervenfaserbündel nehmen und von letzterem schliesslich allseits umschlossen zu den Vasa centralia retinae werden. Das Verbreitungsgebiet dieser Gefässe innerhalb des embryonalen Auges übertrifft jedoch das definitive Verhalten derselben, insofern als das Gebiet des Glaskörpers und namentlich die Tunica vasculosa der Linse durch das System der Art. hyaloidea eine ausgiebige Vascularisation erfahren (Taf. 54, Fig. 1), welche erst auf späteren Entwickelungsstadien einer definitiven Rückbildung anheimfällt.

Die Entstehung des Glaskörpers ist durch neuere Forschungen in neues Licht getreten. Bis vor kurzem

fast allgemein für ein rein mesodermales Gebilde, ein Derivat des mit der Art. hyaloidea ins Innere des Augapfels eindringenden Mesenchyms angesehen, erweist sich derselbe als ein eigentümliches Erzeugnis der innersten Schicht der Retina. Die Epithelzellen derselben senden schon frühzeitig von ihren freien Flächen feine lange Fortsätze aus, welche sich immer weiter ausspinnend miteinander vielfach anastomisieren und das eigentümliche, zellfreie, engmaschige Substanznetz des Glaskörpers liefern, welches in vielen Punkten an das embryonale Neurogliagerüst des Zentralnervensystems, den ebenfalls kernfreien Randschleier erinnert (Taf. 54, Fig. 1, Taf. 46). In analoger Weise, als Ausscheidungsprodukt der anliegenden Zellschichten werden auch die strukturlosen Lamellen der Zonula Zinii gebildet. Diesen ektodermalen Bestandteilen des Glaskörpers werden jedoch auch die mesodermalen, mit den Vasa hyaloidea eindringenden Elemente hinzugesellt.

Entwicklung der Haut und ihrer Derivate.

Die beiden Hauptschichten der eigentlichen Haut, Epidermis und Corium, sind verschiedener Abstammung. Die Epidermis ist selbstverständlich ektodermal und in ihrer Anlage auf die frühesten Entwickelungsstadien des Keimes, die erste Keimblätterbildung, zurückzuführen. Die Körperumhüllung des Keimes verbleibt längere Zeit auf diesem ursprünglichen Stadium als dünnes Epithelhäutchen ohne jeden organischen Zusammenhang mit den darunterliegenden Schichten. Die bindegewebige Grundlage der Haut, das Corium (die Lederhaut), legt sich in der Tat relativ sehr spät an; als einzige Quelle desselben muss das äussere Blatt des Mesoderms, die Somatopleura, angesehen werden. In besonders deutlicher Weise lässt sich das erste Auftreten der Coriumelemente in der dorsalen Hälfte des Rumpfes,

im Gebiete der Somiten verfolgen (Taf. 27, Fig. 1). Die äussere Wand derselben verliert allmählich ihr rein epitheliales Gefüge und lockert sich zu einer mehr oder weniger dichten Mesenchymlage auf, welche erst auf viel späteren Entwickelungsstadien sich zu einem kompakten, faserigen Gewebsblatt gestaltet und in innige Beziehungen zur Epidermis tritt. In ganz analoger Weise bildet sich das Corium der ventralen Körperhälfte von dem Somatopleura der Leibeshöhle aus. Das Gewebe der Extremitäten ist von vornherein dicht mesenchymatös und bezieht aus dieser Quelle ihre Coriumelemente.

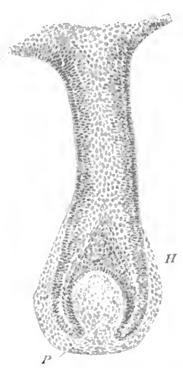


Abb. 186.

Haaranlage vom Schafembryo. P = Papille; H = Andeutung des Haarschaftes.

Die Epidermis des Menschen lässt schon frühzeitig als Andeutung ihrer späteren Sonderung in das Str. corneum und Str. germinativum, eine äussere Lage von ganz flachen polygonalen Zellen und eine innere aus zylindrischen Zellen bestehende, erkennen. Die Schuppenbildung und partielle Verhornung der ersteren geht schon ziemlich frühzeitig vor sich, wobei bei manchen Säugern auf späteren Embryonalstadien die ganze oberflächliche, abgestorbene äussere Hornschicht als dünnes sogenanntes „Epitrichium" im Zusammenhange abgestossen wird.

Die Haare sind reine Epidermisabkömmlinge; ihre Entwickelung wird

durch Wucherung von Fortsätzen des Str. germinativum in das Corium hinein eingeleitet. Der anfangs kolbenartige Abschluss der Wucherung wird sehr bald durch entgegensprossendes Bindegewebe in eine mit Blutgefässen versehene Haarpapille umgestaltet. Indem nun innerhalb des soliden, zunächst nur aus gleichförmigen Zellen bestehenden Epithelzapfen sich dieselben Differenzierungsvorgänge abspielen, welche zur Ausbildung von Hornschicht und Keimschicht in der Epidermis führen, entsteht durch Verhornung in der Achse des Stammes der junge Haarschaft, welcher jedoch von der Bindegewebspapille durch ein verdicktes Lager aus saftigen, lebhaft proliferierenden Zellen, die Haarzwiebel getrennt bleibt. Die äusseren nach der Verhornung verbleibenden Lagen der Haaranlage werden nun zur äusseren und inneren Wurzelscheide. Durch ständigen Nachwuchs von der Haarzwiebel aus wird der Haarschaft nach aussen geschoben und dadurch das Wachstum des Haares hervorgerufen.

Die Anlage der Nägel ist zuerst als eine unbedeutende Vertiefung an der dorsalen Seite der Endphalanx, das sogenannte Nagelfeld, erkennbar, welches rings von einem Nagelwall, resp. nach vorne von einem Nagelsaum umgeben wird. Die Verhornung geht von dem eigentlichen Nagelfeld aus und greift auch in den Nagelwall hinein. Der freie Rand des Nagels erscheint beim Menschen im sechsten Monat.

Abgesehen von verhornenden Derivaten liefert die Epidermis der Säuger Talgdrüsen, Schweiss- und Milchdrüsen.

Die Talgdrüsen entwickeln sich im Anschluss an die Haaranlagen, mit denen sie ja dauernd verbunden bleiben, als solide Sprossen der Epidermis. Auch die nachträglich hohl werdenden Schweissdrüsenanlagen legen sich zunächst als solide, von der Epidermis in die Cutis sich einsenkende Epithelzapfen an.

Die erste Anlage der *Milchdrüse* ist etwas verschieden, je nachdem es sich um Bestehen einer Reihe von einzelnen Drüsen (wie bei Nagern, Carnivoren usw.) oder um eine einzelne grosse handelt. Im ersteren Fall lässt sich die allerfrühste Anlage des Milchdrüsensystems als eine kontinuierliche von der Wurzel der vorderen zur hinteren Extremität ziehende Epithelleiste, die Milchleiste, erkennen. Nach kurzem Bestande verstreicht dieselbe, um einer Reihe einzelner knospenartig vorspringender solider Epithelknospen, den primitiven Zitzen, Platz zu machen. Die Zitzen flachen sich allmählich, von der Oberfläche betrachtet, ab, indem sie tiefer in die Cutis eindringen und schliesslich sogar unter das Epidermisniveau einsinken und eine dellenartige Vertiefung derselben erzeugen. Die wallartige Cutisbegrenzung der letzteren ist als die zunächst noch flache Anlage der Brustwarze zu betrachten.

Von der rundlichen, ungegliederten ersten Anlage der Drüse sprossen nun plumpe, die einzelnen Lappen andeutende Zapfen hervor, welche sich bald darauf zu verzweigen beginnen.

Alphabetisches Schlagwortregister.

A.

B.

C.

K.

L.

M.

T.

U.

V.

W.

Z.

J. F. LEHMANN's Verlag in MÜNCHEN.

Lehmann's medizinische Handatlanten.



Lepra.

Band V.

Atlas und Grundriss der Hautkrankheiten

von

Prof. Dr. **Franz Mracek** in Wien

Mit 77 farbigen Tafeln nach Originalaquarellen von Maler J. Fink u. Arthur Schmitson und 50 schwarzen Abbildungen.

Preis schön u. dauerhaft geb. Mk. 16.—.

Dieser Band, die Frucht jahrelanger wissenschaftlicher und künstlerischer Arbeit, enthält neben 77 farbigen Tafeln von ganz hervorragender Schönheit noch zahlreiche schwarze Abbildungen und einen reichen, das gesamte Gebiet der Dermatologie umfassenden Text. Die Abbildungen sind durchweg Originalaufnahmen nach dem lebenden Materiale der Mracek'schen Klinik.

Band VI:

Atlas der Syphilis

und der

venerischen Krankheiten

mit einem

Grundriss der Pathologie und Therapie derselben

von

Professor Dr. **Franz Mracek** in Wien.

Mit 71 farbigen Tafeln nach Originalaquarellen von Maler A. Schmitson und 16 schwarzen Abbildungen.

Preis des starken Bandes eleg. geb. Mk. **14.—**

Nach dem einstimmigen Urteile der zahlreichen Autoritäten, denen die Originale zu diesem Werke vorlagen, übertrifft dasselbe an Schönheit alles, was auf diesem Gebiete nicht nur in Deutschland, sondern in der gesamten Weltliteratur geschaffen wurde.

Lehmann's mediz. Handatlanten.

Band X.

Atlas und Grundriss der Bakteriologie

und

Lehrbuch der speziellen bakteriolog. Diagnostik.

Von Prof. **Dr. K. B. Lehmann** in Würzburg
und Prof. **Dr. R. O. Neumann** in Heidelberg.

Bd. I Atlas mit za. 700 farbigen Abbildungen auf 79 Tafeln,
Bd. II Text mit vielen schwarzen Bildern.

4. vermehrte und verbesserte Auflage.

Preis der 2 Bände eleg. geb. Mk. **18.—**.

Münch. mediz. Wochenschrift 1896 No. 23. Sämtliche Tafeln sind mit ausserordentlicher Sorgfalt und so naturgetreu ausgeführt, dass sie ein glänzendes Zeugnis von der feinen Beobachtungsgabe sowohl, als auch von der künstlerisch geschulten Hand des Autors abiegen.

Bei der Vorzüglichkeit der Ausführung und der Reichhaltigkeit der abgebildeten Arten ist der Atlas ein wertvolles Hilfsmittel für die Diagnostik, namentlich für das Arbeiten im bakteriologischen Laboratorium, indem es auch dem Anfänger leicht gelingen wird, nach demselben die verschiedenen Arten zu bestimmen. Von besonderem Interesse sind in dem 1. Teil die Kapitel über die Systematik und die Abgrenzung der Arten der Spaltpilze. Die vom Verfasser hier entwickelten Anschauungen über die Variabilität und den Artbegriff der Spaltpilze mögen freilich bei solchen, welche an ein starres, schablonenhaftes System sich weniger auf Grund eigener objektiver Forschung, als vielmehr durch eine auf der Zeitströmung und unerschütterlichem Autoritätsglauben begründete Voreingenommenheit gewöhnt haben, schweres Bedenken erregen. Allein die Lehmann'schen Anschauungen entsprechen vollkommen der Wirklichkeit und es werden dieselben gewiss die Anerkennung aller vorurteilslosen Forscher finden. — —

So bildet der Lehmann'sche Atlas nicht allein ein vorzügliches Hilfsmittel für die bakteriologische Diagnostik, sondern zugleich einen bedeutsamen Fortschritt in der Systematik und in der Erkenntnis des Artbegriffes bei den Bakterien. Prof. Dr. Hauser.

Allg. Wiener medizin. Zeitung 1896 No. 28. Der Atlas kann als ein sehr sicherer Wegweiser bei dem Studium der Bakteriologie bezeichnet werden. Aus der Darstellungsweise Lehmann's leuchtet überall gewissenhafte Forschung, leitender Blick und volle Klarheit hervor.

Pharmazeut. Zeitung 1896 S. 471/72. Fast durchweg in Originalfiguren zeigt uns der Atlas die prachtvoll gelungenen Bilder aller für den Menschen pathogenen, der meisten tierpathogenen und sehr vieler indifferenter Spaltpilze in verschiedenen Entwicklungsstufen.

Trotz der Vorzüglichkeit des „Atlas" ist der „Textband" die eigentliche wissenschaftliche Tat.

Für die Bakteriologie hat das neue Werk eine neue, im ganzen auf botanischen Prinzipien beruhende Nomenklatur geschaffen und diese muss und wird angenommen werden. C. Mez-Breslau.

Lehmann's medizinische Handatlanten.

Band XXV.

Atlas und Grundriss

der

Unterleibsbrüche

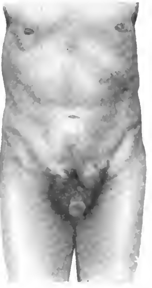
von

Professor **Dr. Georg Sultan**
in **Berlin.**

Mit 36 farbigen Tafeln und 83 schwarzen Textabbildungen.

Preis elegant gebunden Mk. **10.—**

Dieser Atlas bringt die Hernien in geradezu einziger Art zur Darstellung. Die vorkommenden Abbildungen, die farbigen sowohl als auch die schwarzen, sind vorzüglich ausgeführt und machen das Buch zu einem wertvollen Ratgeber für jeden Arzt und Medizinstudierenden. Der Text des Buches zeichnet sich durch klare und übersichtliche Behandlung des Stoffes aus. — Der Atlas ist ein Gegenstück zu Helferich, Frakturen und Luxationen, und es ist zu erwarten, dass Sultan ebenso wie Helferich bald in keiner medizin. Bibliothek fehlen.



Beginnender Leistenbruch.

Band XXXIV.

Grundriss und Atlas

der

Allgemeinen Chirurgie

von

Professor **Dr. Georg Marwedel.**

26 Bogen Text. Mit 28 farbigen Tafeln und 171 schwarzen Textabbildungen nach Originalen von Maler Arthur Schmitson.

Preis gebunden Mk. 12.—.

Das reichhaltige, ausserordentlich instruktive Bildermaterial entstammt zum grossen Teil der Klinik von Professor Czerny in Heidelberg. Dem illustrativen Teil des Buches steht ein ebenbürtiger Text zur Seite. Professor Marwedel, der es als Dozent in hervorragender Weise verstanden hat, den behandelten Gegenstand klar und anschaulich zur Darstellung zu bringen, hat auch in diesem Lehrbuch gezeigt, dass er den schriftlichen Ausdruck ebenso beherrscht, wie das gesprochene Wort. Das praktisch Wichtige ist stets in den Vordergrund gerückt. Aerzte wie Studenten finden in diesem Lehrbuch eine knappe, aber doch alles Wichtige erschöpfend behandelnde Darstellung des gesamten Gebietes der allgemeinen Chirurgie.